SYLLOGEUS

[illegible] NATIONAL AND UNIVERSITY LIBRARY

ΣΥΛΛΟΓΕΥΣ

No. 19

Dorothy Gardiner

CONSIDERATIONS SUR LA SYNTAXE TURQUE
CHEZ LES PROVINCIAUX

La collection Syllogeus réunit un certain nombre d'articles sur les sciences naturelles ou sur des sujets qui leur sont apparentés, et qui sont publiés soit en français, soit en anglais, soit en les deux. Les articles paraissent irrégulièrement et on peut les obtenir de la bibliothèque des Musées nationaux ou du cabinet du Directeur du Musée des Sciences naturelles, Ottawa, K1A 0M8, Canada.

Série Syllogeus nº 19 — (c) Tous droits réservés au nom de la Couronne — Musées nationaux du Canada, Ottawa, avril 1979.

Litho au Canada
ISSN 0704-576X

CONSIDERATIONS SUR LA SYMBIOSE FONGIQUE CHEZ LES PTERIDOPHYTES

BERNARD BOULLARD

Professeur

Biologie végétale

Université de Rouen

Syllogeus n° 19

National Museum of Natural Sciences

National Museums of Canada

Musée national des Sciences naturelles

Musées nationaux du Canada

TABLE DES MATIERES

RESUME 4

SUMMARY 4

INTRODUCTION 5

GENERALITES RELATIVES AUX PTERIDOPHYTES 5

Données fondamentales sur les Sporophytes et les Gamétophytes 5

Temps géologiques et Groupes Systématiques de Ptéridophytes 8

Psilophyta 8

Lycophyta 8

Sphenophyta 9

Filicophyta 9

LES GRANDS TRAITS DE LA SYMBIOSE FONGIQUE CHEZ LES PTERIDOPHYTES 10

Quels sont, chez les Ptéridophytes, les caractères essentiels de ces associations fongiques? 11

L'identité des Champignons responsables 12

Les particularités morphologiques des Champignons endophytes des Ptéridophytes 13

Essai de classification des divers types d'associations fongiques chez les Ptéridophytes 18

Signification physiologique de la Symbiose chez les Ptéridophytes 21

APERCU SYSTEMATIQUE DES ENDOSYMBIOSES FONGIQUES CHEZ LES PTERIDOPHYTES 22

Psilophyta 22

Psilophytopsida 22

Psilotopsida 23

Lycophyta 26

Isoetales 26

Lycopodiales 26

Selaginellales 27

Sphenophyta 30

Filicophyta 31

Coenopteridopsida 31

Eusporangiopsida 31

Ophioglossaceae 31

Marattiaceae 34

Protoleptosporangiopsida 34

Osmundaceae 34

Leptosporangiopsida 35

Schizaeaceae 35

Gleicheniaceae 35

Stromatopteridaceae 36
Loxsomaceae 36
Hymenophyllaceae 36
Cyatheaceae 37
Cheiropleuriaceae 37
Pteridaceae 37
Davalliaceae 40
Aspidiaceae 40
Blechnaceae 40
Aspleniaceae 40
Vittariaceae 41
Polypodiaceae s.str. 41
Parkeriaceae 41
Hydropteridales 41

CONSIDERATIONS SUR L'EVOLUTION DES PTERIDOPHYTES 41

Rappel chronologique succinct 41
L'Evolution du Gamétophyte des Ptéridophytes 42
L'Evolution du Sporophyte des Ptéridophytes 47
Rôles joués par les Symbioses fongiques dans l'Evolution des Ptéridophytes 47

REFERENCES 55

RÉSUMÉ

La symbiose fongique, si fréquente chez les Plantes à Fleurs, concerne également les Ptéridophytes. Après avoir rappelé succinctement les caractères des gamétophytes et des sporophytes de ces Cryptogames Vasculaires et les données fondamentales de la paléobotanique les concernant, l'auteur présente les grands traits de leur symbiose fongique.

Il évoque, tour à tour, l'identité des champignons responsables de l'élaboration de ces mycothalles, mycorrhizomes et mycorrhizes, les formations qu'ils sont susceptibles de différencier au sein des organes investis, puis présente un essai de classification des divers types d'associations constituées avant de traiter de la signification physiologique du phénomène.

A la faveur s'un survol systématique des Psilophyta, Lycophyta, Sphenophyta et Filicophyta on fait connaissance avec les particularités des endosymbioses et l'attention est attirée sur leur présence, leur constance, leur intensité, et sur les formations différenciées.

Un ultime chapitre, le coeur du propos en fait, est consacré, à la lumière des faits préalablement rapportés, à des considérations sur l'évolution des Ptéridophytes dans leurs rapports avec la symbiose. A partir d'une indiscutable homéomorphie (chez les formes les plus primitives) on constate l'existence de deux orientations opposées dans l'évolution des gamétophytes d'une part, des sporophytes d'autre part : la réduction frappe les prothalles, l'essor favorise, au moins pendant un temps, les plantes feuillées. On sent qu'une fièvre s'empare de la phase haploïde qui conduit alors, chez les formes les plus récentes, au plus vite, de la réduction chromatique à la fécondation, et l'auteur s'emploie à démontrer (en s'aidant de Planches et Tableaux récapitulatifs) combien la symbiose fongique a joué un rôle déterminant dans ces processus.

SUMMARY

Studies of present-day Pteridophytes (and some fossil forms) reveal fine examples of endosymbiosis. Mycothalli, mycorrhizomes and mycorrhizae appear commonly. These associations are evoked after a brief survey of the main characters of the host -plants.

The antiquity of certain families of Pteridophytes is correlated with the regular occurence of symbiotic relationships. Within each phylum the more archaic hosts are in relatively closer association with their symbionts which are retained through the whole cycle.

The early Pteridophytes possessed fleshy, perennial, symbiotic prothallia which, then, resembled sporophytic axes in morphology and biology. The level of evolution ought to be measured not only in such terms but also by the inbalance that exists between the 2 generations. As the symbiotic association became less intense the gametophyte dwindled in size and lifetime. The reduction culminates in the tenuous representatives of modern Pteridophytes. Later, a comparable degree of independence from fungi was also achieved by the sporophyte.

Thus the more recent, more highly evolved Pteridophytes, are clearly less dependent on fungal symbiosis which became rarer, less consistent and less useful for them.

INTRODUCTION

Le terme "Symbiose" a été créé par le botaniste allemand H.A. de Bary (1879). Dans l'esprit de cet auteur la notion était simple et son sens strict. Depuis, le concept s'est grandement nuancé et plusieurs définitions en ont été, tour à tour, proposées. Nous retenons volontiers celle-ci due à F. Moreau (1960 p. 1401):" Condition dans laquelle deux organismes vivent l'un "près de l'autre, parfois l'un à l'intérieur de l'autre, dans certains cas sous un régime de "bonne entente (symbiose harmonieuse), le plus souvent dans un conflit permanent qui leur "permet néanmoins une longue survie; la symbiose se présente ainsi comme une condition "équilibrée, durable, et comme un état de maladie chronique."

La coexistence sans intimité, "sous un régime de bonne entente", a souvent été considérée comme une "symbiose lâche". L'un des exemples les plus classiques est bien celui de deux champignons ténus, le *Mucor ramannianus* (un Siphomycète) et le *Rhodotorula rubra* (une Levure), cultivés sur un milieu dépourvu de thiamine (vitamine B1 résultant de la conjonction d'une molécule de pyrimidine et d'une molécule de thiazole) pareillement nécessaire à leur croissance. Les synthèses, respectivement, de pyrimidine par le *Mucor* et de thiazole par la Levure, permettent le développement convenable de ces deux champignons sur le milieu apparemment hostile à cette réussite.

Initialement appliqué par de Bary (1879) au cas des Lichens, unions durables entre un partenaire chlorophyllien (Chlorophycée ou Cyanophyte) et un Champignon, le terme "Symbiose" désignait à l'origine des associations intimes, étroites, et, pensait-on alors, parfaitement équilibrées. On sait combien, de nos jours, grâce à des travaux sans cesse plus minutieux, cette claire notion d'harmonie est, chez les Lichens, remise en question. Mais il est d'autres exemples de symbioses étroites et, dès 1885, Frank proposait le vocable "Mycorhiza" pour désigner des complexes résultant de la coexistence de radicelles d'essences forestières et de manchons fongiques. Rapidement ce chercheur, et d'autres, mirent en évidence de tels complexes au niveau des appareils souterrains de Végétaux Vasculaires, et même dans l'épaisseur du thalle de maintes Bryophytes. Les symbioses fongiques intimes s'avèrent effectivement fort répandues et, on ne s'en étonnera point, il en a été décrites chez des Ptéridophytes. Compte tenu de leurs caractères et de leur signification, elles constitueront l'un des développements essentiels de la présente note.

GENERALITES RELATIVES AUX PTERIDOPHYTES

Données fondamentales sur les Sporophytes et les Gamétophytes

Devons-nous rappeler que les Ptéridophytes représentent un très important groupe d'Archégoniates à diplophase dominante que caractérisent, tout à la fois, la vascularisation régulière de leur sporophyte et l'absence de fleurs ? Au sein de ce groupe, grande est la diversité, tant morphologique qu'anatomique, et les auteurs modernes s'accordent pour reconnaître la coexistence des cinq Embranchements suivants : *Psilophyta, Lycophyta, Sphenophyta, Filicophyta* et *Noeggerathiophyta*. Les 4 premiers possèdent encore des formes actuelles.

Sur le plan morphologique il est superflu de rappeler ici, pour les Ptéridophytes, les caractères propres à leurs tiges d'une part, à leurs racines d'autre part, mais, par contre, nous pensons qu'il convient de distinguer trois sortes de formations susceptibles d'être portées par les axes aériens :

- Les émergences qui restent très discrètes, ne sont pas vascularisées, et naissent donc sans créer de brèches au niveau de la stèle.
- Les phylloïdes (ou microphylles) plus développées, qui possèdent une unique nervure en continuité avec la stèle. Mais, là encore, toute brèche fait défaut.
- Les frondes(ou mégaphylles) sont très développées, à croissance durable et se "déroulent" progressivement (préfrondaison circinée). Richement irriguées, elles créent de nettes brèches dans les stèles au niveau de leurs bases intra-axiales.

TABLEAU I

CORRESPONDANCE ENTRE LA COMPLEXITE MORPHOLOGIQUE DES SPOROPHYTES ET LES CLASSES DE PTERIDOPHYTES

Tiges	Racines	Emergences	Micro-phylles	Macro-phylles	Groupes Systématiques concernés
+	-	-	-	-	Cl. *Psilophytopsida p.p.*
					Cl. *Psilotopsida p.p. (Rhyniaceae)*
+	-	+	-	-	Cl. *Psilophytopsida p.p.*
					Cl. *Psilotopsida p.p. (Psilotaceae)*
+	-	-	+	-	Cl. *Psilotopsida p.p.* *(Tmesipteridaceae)*
+	-	-	-	+	Cl. *Filicopsida p.p.* *(Stromatopteridaceae)*
+	+	-	+	-	Cl. *Lycopsida*
					Cl. *Sphenopsida*
+	+	-	-	+	Cl. *Filicopsida p.p.*

En ce qui concerne les gamétophytes, encore appelés prothalles, la diversité en est également grande (cf. Tableau II) et repose essentiellement sur leur morphologie.

TABLEAU II

DIVERSITE MORPHOLOGIQUE DES GAMETOPHYTES CHEZ LES PTERIDOPHYTES

Types morphologiques rencontrés : / Groupes systématiques :	Charnus et Incolores	Charnus et en partie Chlorophylliens	Rubanés et Charnus	Rubanés et Minces	Cordiformes	Filamenteux	Divers mais très Ténus
Cl. *PSILOTOPSIDA*							
Rhyniaceae	+	ou +					
Psilotaceae	+						
Tmesipteridaceae	+						
Cl. *LYCOPSIDA*							
Urostachyaceae	+						
Lycopodiaceae	+	ou +					
Isoetaceae							+
Selaginellaceae							+
Cl. *SPHENOPSIDA*							+
Cl. *EUSPORANGIOPSIDA*							
Ophioglossaceae	+						
Marattiaceae		+					
Cl. *PROTOLEPTOSPORANGIOPSIDA*			+	ou	+		
Cl. *LEPTOSPORANGIOPSIDA*							
Schizaeaceae	+		ou			+	
Gleicheniaceae			+	ou	+		
Hymenophyllaceae				+	ou	+	
Cyatheaceae					+		
Loxsomaceae					+		
Matoniaceae					+		
Aspidiaceae					+		
Aspleniaceae					+		
Blechnaceae					+		
Davalliaceae					+		
Parkeriaceae					+		
Polypodiaceae					+		
Pteridaceae					+		
Vittariaceae				+	ou	+	
Azollaceae							+
Marsileaceae							+
Salviniaceae							+

Plus bas nous serons conduit à détailler avec soin les données succinctes présentées dans les Tableaux I et II.

TEMPS GEOLOGIQUES ET GROUPES SYSTEMATIQUES DE PTERIDOPHYTES

Nous limitons volontairement cet aperçu aux seuls groupes pour lesquels nous disposons de données relatives à leur éventuelle symbiose fongique, l'objet du présent survol n'étant que de regrouper des éléments en vue de la discussion ultérieure.

Psilophyta

Le plus vieux macrofossile connu avec certitude de Ptéridophyte appartient au genre *Cooksonia* et date du Pridolien (du village de Pridoli, près Prague, en Tchécoslovaquie). Il nous ramène donc au Silurien supérieur (environ -450 millions d'années). On ne sait rien de ses parties basales mais on a de bonnes raisons de penser avec Banks (1975) qu'il possédait des rhizomes rampants (superficiels ou hypogés) à partir desquels se dressaient de frêles branches aériennes. Ces *Cooksonia* devaient être contemporains de *Zosterophyllum*, *Taeniocrada* et *Steganotheca*, toutes pareillement des Psilophytopsida dont on ne connaît pas davantage les parties basales. L'*Eogaspesiea gracilis* décrit par Daber (1960) dans les assises canadiennes de l'Emsien (sommet de l'Eodévonien : -370 millions d'années) offre de telles différences entre ses axes dressés et prostrés que nous redemandons (après les découvertes relatives aux *Rhynia* en particulier) : ces axes rampants ne seraient-ils pas les gamétophytes ?

L'*Horneophyton lignieri* décrit par Kidston en Lang (1920) est aussi fort intéressant à cet égard. Les "rhizomes" comme on les appelle classiquement, lobés, charnus, dépourvus de tout cordon vasculaire, pourraient bien, eux aussi, n'être que des prothalles. Bhutta (1973) a récemment observé les premiers stades de la germination des spores de cette Ptéridophyte.

Dès 1917 Kidston et Lang avaient minutieusement décrit, à partir de restes pareillement collectés dans les Cherts des Old Red Sandstone, les sporophytes de *Rhynia*, rapprochés depuis des *Psilotum* et *Tmesipteris* actuels à la faveur de la découverte par Lemoigne (1968) de la phase sexuée du *Rh. gwynne-vaughanii*. Ces Ptéridophytes fossiles vivaient dans les marais du Siégenien et surtout de l'Emsien.

Lycophyta

En attendant d'en savoir plus sur les *Baragwanathia* de la fin du Silurien et/ou du début du Dévonien (Gédinnien) nous pouvons considérer (grâce à Lyon, 1964, et Banks, 1968) que l'*Asteroxylon mackiei* (du Dévonien inférieur) est une des plus anciennes Lycophytes connues. D'autres Lycopsida assurèrent bientôt la relève et leur essor fut manifeste en fin de Dévonien pour atteindre l'exubérance au cours du Houiller, avant de connaître un impressionnant déclin.

Les Lycopodiales constituent un ordre d'une extrême antiquité et on pense que les formes herbacées actuelles peuvent descendre en droite ligne, sans interruption, de celles qui vivaient déjà à la fin du Dévonien supérieur. Les formes lépidodendroïdes des marais du Pennsylvanien n'auraient, elles, pas survécu longtemps, l'extinction les frappant au Trias.

Divers caractères des Sélaginellales permettent de les considérer comme plus évoluées que

les Lycopodiales et les fossiles les plus anciens que nous en possédions (de rares *Selaginellites*)datent du Carbonifère inférieur.

Avec Chaloner et Boureau (*in* Boureau 1967):"Il est tentant de voir dans les Isoetales actuelles le dernier élément d'une série réductrice partant des Lycopodes arborescents non ramifiés du Carbonifère... et passant par *Pleuromeiopsis*, *Pleuromeia* (du Trias), *Nathorstia* et *Nathorstianella* (du Crétacé)...". Le genre *Isoetes* ne saurait, en tant que tel, remonter au-delà du début du Mésozoïque. Les plus anciens restes connus ont été découverts par Bock (1962) dans le Trias supérieur de Pennsylvanie.

Sphenophyta

Depuis le Dévonien moyen, si ce n'est un peu plus tôt encore (Banks 1975), existent des Arthrophytes. En fin de Dévonien les quatre ordres (Hyéniales, Pseudoborniales, Sphénophyllales et Equisétales) vont littéralement exploser et connaître un remarquable développement différentiel. Les formes géantes du Carbonifère seront à l'origine de puissantes couches de houille mais disparaîtront rapidement pendant que, cahin-caha, les Equisétales les plus discrètes se maintiendront jusqu'à nos jours sous leurs formes assez réduites, incapables qu'elles furent d'élaborer des formations secondaires : ce sont nos *Equisetum*.

Filicophyta

Rares en fin de Dévonien, puissantes au Carbonifère, les Coenoptéridales s'éteindront dès le Permien.

Nul ne doute de l'antiquité des Eusporangiopsida, même si les cas des deux familles qui les composent sont très différents. Par leurs sporanges vascularisés (chez les *Botrychium*), par leur aptitude conservée à élaborer des formations secondaires (chez les *Botrychium* ou chez l'*Helmintostachys*), les Ophioglossaceae se révèlent fort primitives. Certes les restes permiens d'*Ophioglossites* décrits par Renault (1896) ont été discutés depuis, mais il n'empêche que Copeland (1947) considère que les origines de cette famille sont très lointaines. Verma (1957, page 397) va même jusqu'à écrire: "In the absence of any fossil record it is generally assumed that the genus *(Ophioglossum)* arose during the Devonian". Pareille incertitude ne règne pas sur les Marattiaceae dont les restes du Carbonifère (dans les coal-balls) et du Permien sont parfaitement reconnus, et dont l'apogée se situe au début du Mésozoïque.

Déjà représentées par six genres, au moins, au Permien, les Osmundaceae ont poursuivi leur développement durant le Secondaire et les restes de l'Eocène constituent encore quelques jalons au cours du Cénozoïque.

Schizaeaceae et Gleicheniaceae plongent leurs racines dans le Carbonifère et nous ont légué d'assez nombreux fossiles (cf. par ex. Abbott 1954). L'antiquité de ces deux familles achève de s'affirmer lorsqu'on sait quels liens de parenté morphologique, anatomique ou biologique ont incité Bierhorst (1967, 1969) à rapprocher les *Actinostachys* (Schizaeaceae) et les *Stromatopteris* (ex-Gleicheniaceae arhizes) des Psilotopsida, et en particulier des *Psilotum*.

Avec les Matoniaceae, les Cyatheaceae ou les Hymenophyllaceae il ne saurait être question

de remonter au-delà :

- du Rhétien (Trias supérieur) pour les premières,
- du Paléocène assurément, et peut-être de la fin du Jurassique, pour les secondes,
- du début du Crétacé pour les Hymenophyllaceae.

Ce sont, convenons-en, des Fougères "semi-récentes": les plus typiques de leurs restes ne correspondant point à ces anciennetés maximales.

On sait combien de familles de taille raisonnable sont nées du morcellement de l'immense ensemble traditionnel des Polypodiaceae *largo sensu*. Avouons que l'on sait seulement fort peu de choses de leur passé mais que, de toute manière, elles représentent, dans leur ensemble, le groupe le plus récent de toutes les Filicales.

Enfin, en ce qui concerne les Hydroptéridales, les spécialistes les considèrent comme les plus évoluées de toutes les Filicophytes. Leptosporangiées mais hétérosporées et aquatiques, elles n'apparaissent seulement, avec certitude, que dans les dépôts du Crétacé (pour les *Azolla*, *Azinia* et *Marsilea*), de l'Eocène (pour les *Salvinia*) et en cours de Tertiaire (pour les *Rodeites*, ancêtres des actuels *Regnellidium*).

LES GRANDS TRAITS DE LA SYMBIOSE FONGIQUE CHEZ LES PTERIDOPHYTES

A l'échelle de l'espèce, du genre, de la famille, de l'ordre ou de l'embranchement, selon les groupes de Ptéridophytes considérés, la symbiose fongique est susceptible de s'exprimer. La nature des complexes constitués, leurs caractères intimes, leur fréquence ou leur constance retiendront toute notre attention.

Lorsque l'association concerne les Sporophytes elle affecte le plus couramment des racines et mérite alors d'être tenue pour une mycorrhize typique. Assurément on n'ignore point le caractère hautement spectaculaire des ectomycorrhizes avec leur manchon mycélien périphérique et leur réseau de Hartig intercellulaire au niveau de l'exocortex. Mais leur présence est extrêmement rare chez les Ptéridophytes et les exceptionnelles observations qui en ont été faites mettent seulement en cause quelques Filicophyta (*Onoclea sensibilis*, *Pteridium aquilinum*, *Adiantum pedatum*, *Blechnum discolor*, *in* Lohman 1927 et Cooper 1976). Il s'agissait dans tous les cas de sporophytes croissant sous des peuplements forestiers richement ectomycorrhizés, que ce soit en Amérique (Lohman) ou en Australie et en Ecosse (Cooper).

Beaucoup plus discrètes mais nettement moins rares, nous allons le voir, sont les endomycorrhizes ou unions très étroites entre des champignons et des racines au sein desquelles les hyphes s'insinuent et différencient des éléments bien particuliers. Il arrive qu'en l'absence de racines l'organe investi soit la partie souterraine des axes de nature caulinaire et, bien naturellement, c'est de mycorrhizomes qu'il s'agira alors. Le phénomène, en général moins usuel que la mycorrhization, ne s'avère toutefois pas rare dans certaines classes de Ptéridophytes.

Si par contre l'association fongique met en cause un Prothalle, la phase sexuée, on parlera sans hésiter de mycothalle, même si l'usage a voulu que trop d'auteurs appliquent le mot "mycorrhizes" à ces formations précisément dépourvues de racines!

QUELS SONT, CHEZ LES PTERIDOPHYTES, LES CARACTERES ESSENTIELS DE CES ASSOCIATIONS FONGIQUES ?

Des considérations relatives à leur présence éventuelle et à leur fréquence en fonction des différentes unités systématiques de Ptéridophytes seront amplement développées plus bas. Dans le présent chapitre nous répondrons essentiellement à une série de questions concernant les endophytes et relatives :

- aux particularités des organes qu'ils habitent et à leur répartition dans les tissus de ces derniers;
- aux divers éléments qu'ils sont susceptibles d'y différencier;
- aux particularités biologiques des complexes qu'ils constituent;
- à leur position systématique.

Morphologiquement et anatomiquement les organes investis sont assez souvent reconnaissables et ce, en particulier, dans le cas des symbioses constantes. Qu'il s'agisse de rhizomes, de racines, ou même de gamétophytes (et nous verrons à leur propos quel est l'intérêt de cette remarque) une indiscutable carnosité accompagne l'endosymbiose et, pour cette raison, la morphologie des organes investis les écarte manifestement des formations homologues immunes.

Soulignons en outre que toute trace de chlorophylle fait systématiquement défaut dans les parties habitées par l'endophyte.

Sans que nous puissions édicter une règle absolue nous ne saurions ignorer la correspondance qui existe chez maintes Ptéridophytes entre l'existence d'une endosymbiose fongique, l'intensité de son développement et la raréfaction corrélative des poils absorbants. Cette relation sera réévoquée à propos de la signification physiologique de la symbiose.

A la faveur d'observations réalisées chez de multiples Ptéridophytes nous sommes en mesure d'affirmer :

- Que les apex des endomycorrhizes, des mycorrhizomes ou des mycothalles demeurent toujours exempts d'infection. On ne saurait manquer de rapprocher ce fait de l'immunité régulière des apex de tiges aériennes lorsque celles-ci sont intensément colonisées par des pathogènes (le cas des virus est spécialement net à cet égard).
- Que l'endoderme constitue un très efficace obstacle à la pénétration de l'endophyte de sorte que les tissus conducteurs ne l'hébergent jamais, qu'il s'agisse de stèles racinaires ou rhizomateuses.
- Qu'au sein des gamétophytes symbiotiques l'associé fongique respecte toujours les gamétanges, leurs abords, et les cordons de cellules centrales, ne fussent-elles point différenciées en trachéïdes.
- Que les symbiotes fongiques n'investissent jamais certaines cellules au contenu particulier (telles celles renfermant des tannins ou des cristaux d'oxalate de calcium).

- Enfin que les réserves amylacées disparaissent très rapidement dans les cellules hébergeant le champignon mais que l'on peut y en observer à nouveau si l'hôte parvient à lyser localement son endophyte.

L'IDENTITE DES CHAMPIGNONS RESPONSABLES

La position systématique des endophytes des Ptéridophytes n'est le plus souvent que suspectée puisque leur isolement en culture pure n'a pu être réalisé qu'en d'assez rares cas. Quatre groupes de champignons ont été, selon les auteurs, mis en cause :

- Parfois l'attention s'est spécialement portée sur un mycélium asepté à croissance très lente, élaborateur de vésicules (même dans ses parties extraracinaires) mais qui se refuse absolument à se développer en culture pure, et donc en l'absence de l'un de ses hôtes. On réalise qu'il doive s'agir là d'une Endogonaceae et les très belles recherches de Cooper (en particulier celles de 1975 et 1977) ne laissent plus guère de doute dans le cas des unions fongiques du *Pteridium aquilinum*, de l'*Histiopteris incisa* ou du *Dryopteris filix-mas*, Fougères dont nous avions, dès 1957, souligné la mycotrophie. Il est d'ailleurs probable que ce sont de telles Endogonaceae qui élaborent la grande majorité des complexes vésiculo-arbusculaires chez les Ptéridophytes.

- D'autres chercheurs ont été frappés par la fréquence, dans les assises périphériques surtout, d'un mycélium septé, fréquemment moniliforme, à croissance rapide, et qui paraît fort affine à celui des *Rhizoctonia*. Sans doute ne s'agit-il pas là de l'endophyte essentiel, mais seulement d'un champignon accessoire. Il s'est cependant révélé assez fidèle pour que Peyronel (1922) suggère qu'il puisse y avoir régulièrement coexistence de deux endophytes différents. C'est là la base même de sa théorie de la "double-infection". Boullard (1957) a suggéré qu'un *Chaetomium* puisse être un associé constant d'une Selaginellaceae (*Selaginella kraussiana*), cependant que, dans cette même classe des Lycopsida, Freeberg (1962) a isolé le partenaire fongique des gamétophytes du *Lycopodium obscurum*. Le champignon auquel Freeberg n'a pas assigné de position systématique est septé, produit des conidies portées sur des stérigmates groupés en bouquets, et accepte indifféremment comme hôtes les prothalles de *Lycopodium obscurum*, *Diphasium complanatum*, *Lepidotis cernua* ou *Huperzia selago*, dont la diversité morphologique, dans la nature, mérite d'être soulignée sans plus attendre. Cet auteur (1962 p. 534) admet cependant que, selon toute probabilité, un certain nombre d'autres espèces fongiques doivent pouvoir jouer le rôle d'endophytes chez les gamétophytes de Lycopodes.

- Depuis très longtemps enfin (cf. Treub 1884, Bruchmann 1885, Goebel 1888, tous trois s'intéressant aux endophytes des prothalles de Lycopodes divers) on a suspecté que des représentants du genre *Pythium* puissent, eux aussi, élaborer des mycothalles. De même, les *Paleomyces* des Ptéridophytes fossiles de Rhynie ont été rapprochés des espèces actuelles de *Pythium*. La persistance des caractères anatomo-morphologiques des endophytes à travers les millions d'années fait d'ailleurs dire à Berry (1916): " I am inclined to think the endoparasitic forms have varied but little since they assumed their present mode of life in their substantially unchanged environment." Plus récemment (cf. en particulier Hawker et coll. 1957) une souche de *Pythium*, initialement assimilée au *P. ultimum* puis considérée comme

distincte par quelques caractères, a été obtenue en culture pure à partir de mycorrhizes de *Dryopteris*. Hepden (1960) est même parvenue à isoler le *Pythium* en culture pure à partir de complexes constitués par le *Dryopteris filix-mas* ou le *Phyllitis scolopendrium*, à reconstituer ces symbioses à vésicules et arbuscules au niveau de gamétophytes et sporophytes de *Phyllitis scolopendrium*, puis à réisoler le champignon de ces complexes néoformés. La ré-obtention de cet endophyte ne s'est d'ailleurs révélée possible que si l'infection n'est pas trop ancienne (mycélium et arbuscules encore jeunes).

- A diverses reprises nous avons (Boullard 1957), chez le *Dryopteris filix-mas* tout spécialement, reconnu la présence d'hyphes pourvues d'anses d'anastomose au sein de cellules corticales racinaires. Des Basidiomycètes, même sous leur forme dicaryotique, peuvent donc constituer des complexes mais nous pensons que le phénomène doit rester tout-à-fait exceptionnel chez les Ptéridophytes.

LES PARTICULARITES MORPHOLOGIQUES DES CHAMPIGNONS ENDOPHYTES DES PTERIDOPHYTES

Au voisinage ou à la surface même des organes symbiotiques il est aisé d'observer des formations mycéliennes appartenant indiscutablement au symbiote fongique. Septées ou non, pourvues d'anses d'anastomose (ex. chez le *Dryopteris filix-mas*) ou non, d'un calibre parfois éminemment fluctuant, ces hyphes externes sont susceptibles d'explorer le sol environnant jusqu'à plusieurs centimètres de la surface des organes investis et de se ramifier intensément au contact des particules de matière organique rencontrées. Certaines de ces hyphes libres peuvent en outre élaborer des spores ou des vésicules externes (cf. plus bas).

Après qu'ils aient pénétré les filaments progressent diversement, selon les espèces de Ptéridophytes considérées : soit au sein des cellules-hôtes (cas le plus courant, cf. Pl. 1, fig. 1, 3, 4 ou 5), soit entre celles-ci en les disjoignant quelque peu (ainsi en est-il chez *Selaginella wildenovii*, Pl. 1, fig. 2). Leur cheminement peut être relativement rectiligne, parcourant ou côtoyant rapidement de nombreuses cellules (ex. Pl. 1, fig. 1 et Pl.2, fig. 1) mais, le plus souvent, on assiste à leur pelotonnement intracellulaire grossier (ex. Pl. 1, fig. 3, 5 ou 6), non exempt de furcations répétées (Pl. 1, fig. 4). Dans quelques cas le phénomène peut être si prononcé que la cellule-hôte ne tarde pas à héberger une formation très comparable aux denses pelotons d'hyphes connus chez les Orchidaceae. C'est ce que l'on rencontre chez les *Hymenophyllum largo sensu* ou les *Tmesipteris* (Pl. 1, fig. 6).

Le terme "arbuscules" sert à désigner des différenciations intracellulaires fréquemment élaborées et résultant de très nombreuses ramifications d'hyphes dont le calibre décroît sans cesse jusqu'aux ultimes digitations. Il en existe chez le *Cibotium schiedei*, le *Pteridium aquilinum* (Pl. 2, fig. 5) ou le *Polystichum aculeatum*. Leur vie est généralement brève et explique que les observateurs aient beaucoup plus souvent l'occasion de contempler leurs formes d'évolution, à savoir les "ptyosomes" en grappes (ex. *Ophioglossum vulgatum*, Pl. 2, fig. 6; *Lygodium smithianum; Nephrolepis exaltata*, Pl.2, fig. 7). Ces résidus de lyse prennent naissance à l'apex de chaque branche fine lorsque le cytoplasme fongique se déverse dans celui de la cellule-hôte. De tels vestiges de la phagocytose sont en effet durables et marquent à jamais la cellule visitée par l'endophyte, exactement comme le font les "amas résiduels"

PLANCHE 1

Sauf indication contraire les illustrations correspondent à des observations personnelles de l'auteur.

Figure 1. *Equisetum scirpoides* (Mycorrhize)
Hyphes aseptées de faible calibre (h) infectant une cellule corticale.

Figure 2. *Selaginella wildenovii* (Mycorrhize)
Plage d'infection avec hyphes (h) intercellulaires ou intracellulaires et vésicules (v) intercellulaires.

Figure 3. *Trichomanes pallidum* (Mycorrhize)
Dualité de l'infection fongique sous la forme de pelotons d'hyphes fines (pf) et de pelotons d'hyphes de gros calibre (pg). En (n) le noyau de l'une des cellules-hôtes.

Figure 4. *Osmunda regalis* (Mycorrhize)
Hyphes encore saines (h) et vésicules (v) à membrane fine, dans une cellule-hôte.

Figure 5. *Diphasium alpinum* (Mycorrhize)
Deux cellules corticales hébergeant des hyphes (h) de fort calibre et grossièrement pelotonnées.

Figure 6. *Tmesipteris tannensis* (Mycothalle)
Quelques cellules prothalliennes renfermant les hyphes pelotonnées (et sectionnées lors de la confection de la coupe) de l'endophyte fongique. En (n) le noyau de l'une des cellules-hôtes.
(D'après Lawson, 1917).

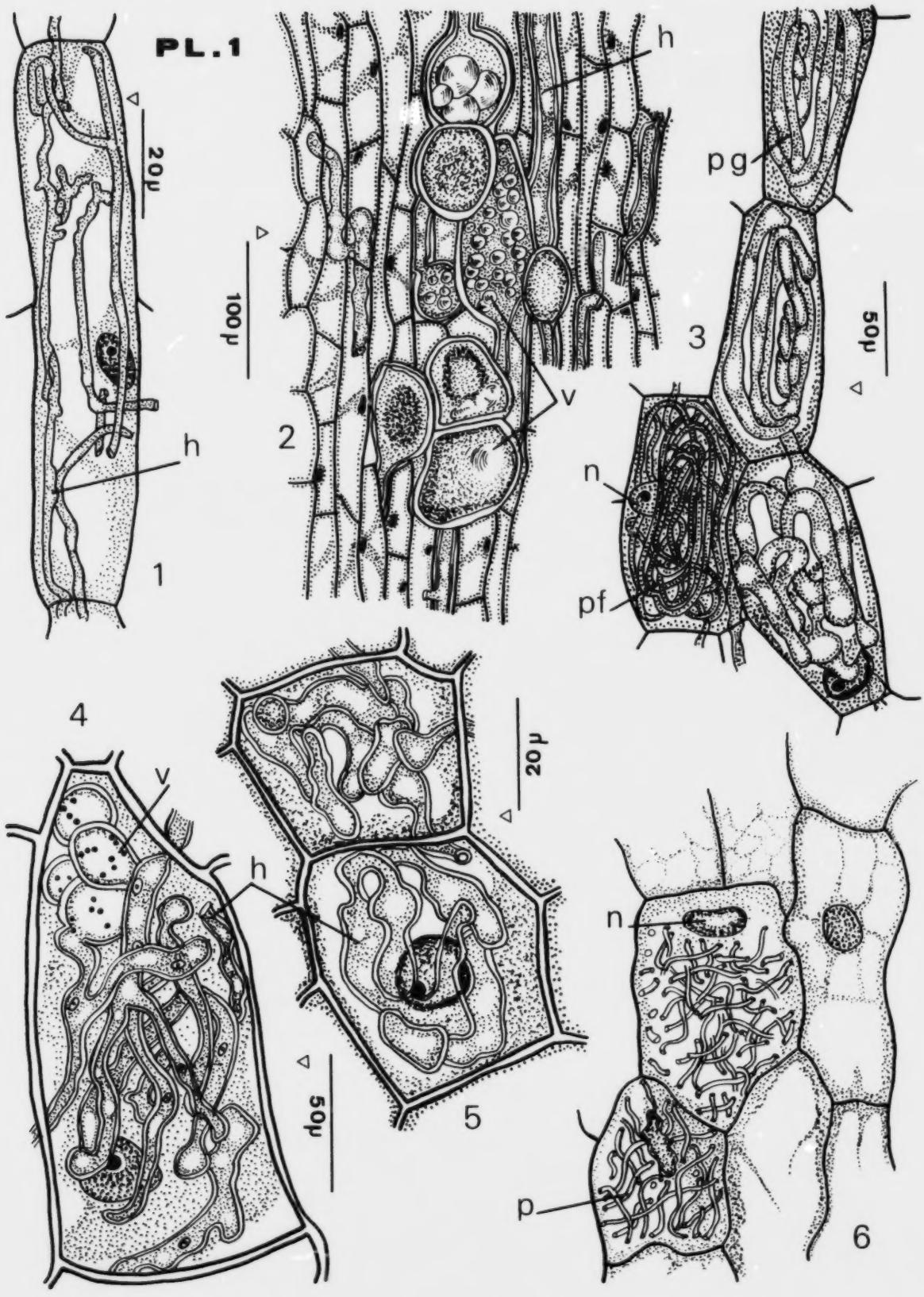

PL.1
20µ
h
1
100µ
h
v
2
pg
3
50µ
n
pf
4
v
h
50µ
20µ
5
n
p
6

PLANCHE 2

Sauf indication contraire les illustrations correspondent à des observations personnelles de l'auteur.

Figure 1. *Angiopteris evecta* (Mycorrhize)
Cheminement d'hyphes intercellulaires (h) avec pénétration intracellulaire et élaboration d'une vésicule (v).

Figure 2. *Pteridium aquilinum* (Mycorrhize)
Deux aspects de vésicules (en a et b) ayant élaboré des spores et s'étant de ce fait conduites comme des "sporocystes".

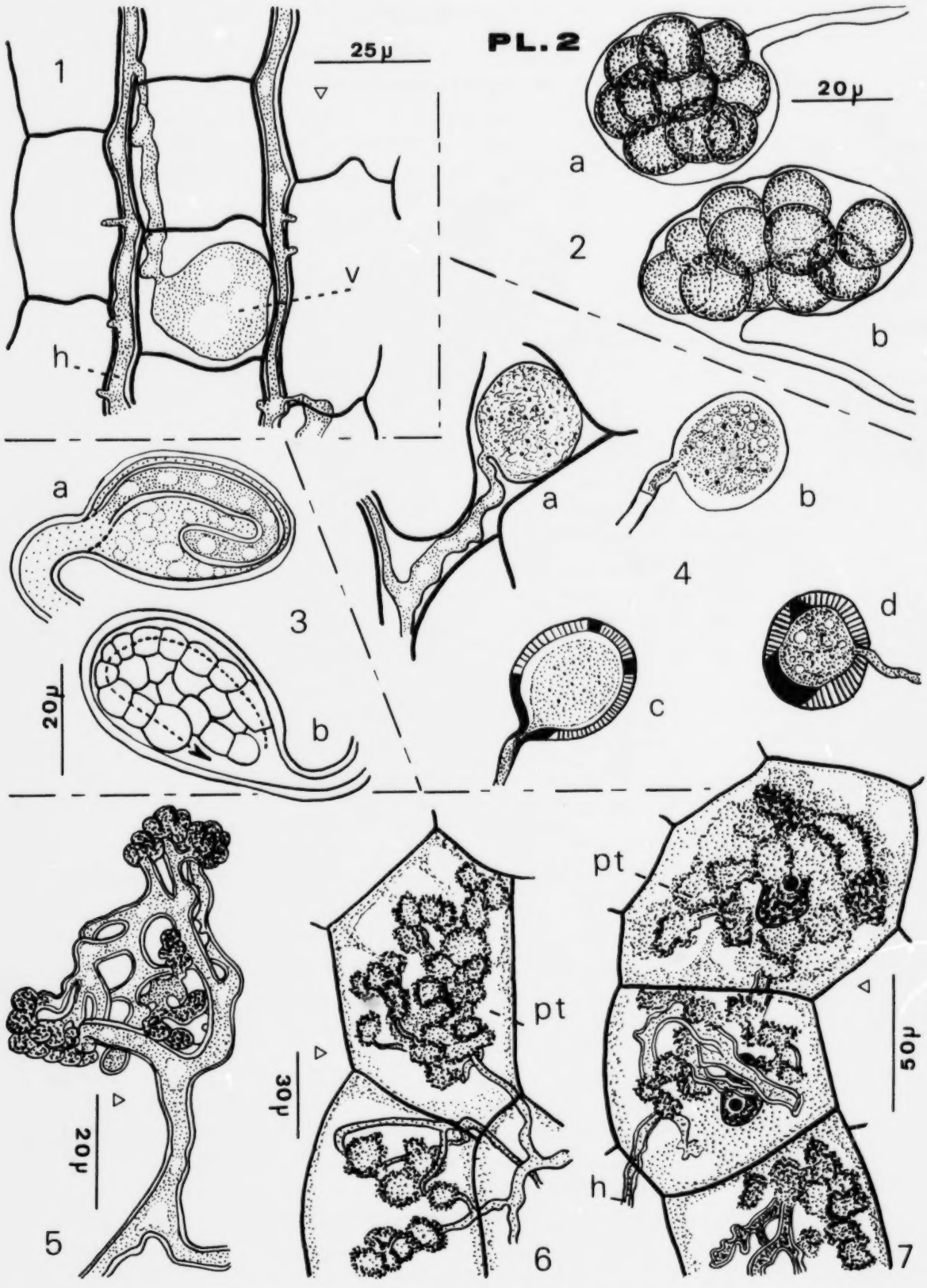
Figure 3.
en a : *Dryopteris filix-mas* (Mycorrhize)
Début de formation d'une "Knaüelvesikel".
en b : *Blechnum opacum* (Mycorrhize)
Une "Knaüelvesikel" révélant bien, par l'alignement des articles successifs néoformés la prolifération interne d'une hyphe.

Figure 4. *Angiopteris evecta* (Mycorrhize)
Stades successifs (a, b, c, d) d'élaboration d'une "resting-spore" par le Champignon endophyte (*Stigeosporium marattiacearum*).
(D'après West 1917).

Figure 5. *Pteridium aquilinum* (Mycorrhize)
Un arbuscule aux ramifications particulières ("coralloïdes").

Figure 6. *Ophioglossum vulgatum* (Mycorrhize)
Grappe de "ptyosomes" (pt) dans deux cellules-hôtes, résultant de la lyse de l'endophyte à arbuscules et vésicules.

Figure 7. *Nephrolepis exaltata* (Mycorrhize)
Cellules-hôtes renfermant un endophyte en cours de lyse. Hyphes aseptées altérées (h) et ptyosomes (pt).


PL. 2
1
25µ
v
h
2
20µ
a
b
3
a
b
20µ
4
a
b
c
d
5
20µ
6
pt
30µ
7
pt
h
50µ

dérivant de l'altération des pelotons d'hyphes chez d'autres Ptéridophytes, telles que l'*Osmunda regalis* ou le *Psilotum triquetrum*.

Il n'est pas rare non plus que des portions d'hyphes, soit terminales, soit intercalaires, se renflent considérablement et constituent alors des "vésicules". Sphériques (chez *Ophioglossum vulgatum* ou *Gleichenia linearis* par ex.), ou ovoïdes (chez *Osmunda regalis*, Pl. 1, fig. 4 parmi bien d'autres exemples) elles peuvent occuper, selon les hyphes qui les engendrent, une position intercellulaire(Ex. *Selaginella wildenovii*, Pl. 1, fig. 2) ou intracellulaire (cf. *Angiopteris evecta*, Pl. 2, fig. 1). Leur membrane demeure en général aussi fine que celle de l'hyphe qui les a produites et avec laquelle elles restent normalement en communication. Par contre on réservera l'appellation de "spores de repos" (ou "resting-spores") à des renflements pourvus d'une très épaisse membrane comme on en observe chez les Marattiaceae (Pl. 2, fig. 4) ou chez le *Doodia caudata*. Usuellement le contenu des authentiques vésicules, même encore jeunes, est riche en gouttelettes lipidiques et l'accroissement de taille de ses inclusions soudanophiles conduit bientôt à leur coalescence. De telles productions méritent bien alors d'être considérées comme des organes de réserve.

Quelques chercheurs (Skeppstedt 1952; Boullard 1957) ont pu observer des cas de sporulation au sein de formations différenciées par des endophytes de Fougères, en particulier chez les *Dryopteris linnaeana*, *Nephrolepis exaltata* et *Pteridium aquilinum* (Pl. 2, fig. 2). Pareille élaboration de "sporocystes" avait déjà été signalée par Peyronel (1923) chez le Blé. Cela demeure néanmoins un phénomène fort rare chez les Ptéridophytes et il convient de ne point le confondre avec des processus de croissance interne (ou "Durchwachsung" des auteurs allemands) qui conduisent, eux, à la production de "Knaüelvesikeln" et peuvent pareillement se faire jour chez des Ptéridophytes. Nous en avons décrites (Boullard 1957) chez le *Dryopteris linnaeana*, l'*Anemia adiantifolia*, le *Lygodium scandens*, l'*Alsophila australis*, le *Dryopteris filix-mas* ou le *Blechnum opacum* (Pl. 2, fig. 3 a et b).

ESSAI DE CLASSIFICATION DES DIVERS TYPES D'ASSOCIATIONS FONGIQUES CHEZ LES PTERIDOPHYTES

Il est bien évident que chaque complexe observé (mycothalle, mycorrhize ou mycorrhizome) chez telle ou telle espèce de Ptéridophyte, ne permet point d'y retrouver, à la fois, toutes les formations ci-dessus présentées (pelotons, arbuscules, vésicules, resting - spores, Knaüelvesikeln). On conçoit donc que l'on puisse s'orienter, si l'on complète le panorama des données anatomiques et morphologiques par une interprétation biologique des relations entre la plante-hôte et son endophyte, vers une classification des divers types de complexes élaborés au sein du vaste monde des Cryptogames Vasculaires. Cette tâche nous a été facilitée essentiellement par Burgeff (1948) auquel nous ferons maintenant, aussi succinctement que possible, de sérieux emprunts.

Burgeff fait totalement reposer sa classification des endosymbioses fongiques sur les modalités des échanges entre partenaires. La lyse (*phagie*) peut affecter les arbuscules (*thamniscos*), les vésicules (*physalis*) ou les hyphes elles-mêmes (éventuellement disposées en pelotons :*tolypos*). Notre Tableau III rend compte de ces diverses modalités.

TABLEAU III

CLASSIFICATION DES COMPLEXES FONGIQUES SUSCEPTIBLES D'ETRE ELABORES PAR DES PTERIDOPHYTES (D'après H. Burgeff, 1948)

I. *HYPHOPHAGIE* (Lyse des Hyphes)

a. *Ptyophagie :* Résorption du contenu des hyphes qui le déversent par éclatement de leur apex, ne pouvant contenir davantage une hypertrophie démesurée.

b. *Chylophagie :* Résorption du contenu des hyphes sans altération nette de leur paroi, par guttation à travers celle-ci.

c. *Nécrophagie :* Mort des hyphes à quelque distance en arrière des zones de croissance active des organes investis par l'endophyte, puis altération de ces hyphes mortes par l'hôte.

d. *Nécrochylophagie :* Résorption du contenu de certaines hyphes en même temps que d'autres meurent et sont altérées par l'hôte.

e. *Tolypophagie :* Lyse des hyphes constituant des pelotons fournis, avec élaboration progressive d'amas résiduels intracellulaires, centraux et massifs.

II. *THAMNISCOPHAGIE* (Lyse des Arbuscules)

L'endophyte, toujours asepté, élabore des arbuscules éphémères dont les ultimes ramifications s'hypertrophient très vite puis éclatent en laissant sourdre leur contenu; les résidus intracellulaires constituent alors des ptyosomes dont on comprend la disposition en "grappes".

III. *PHYSALIDOPHAGIE* (Lyse des Vésicules)

Le contenu des abondantes et riches vésicules élaborées par l'endophyte, asepté, est récupéré par la plante-hôte à la faveur de la lyse de ces formations à fine membrane qui éclate.

IV. *THAMNISCOPHYSALIDOPHAGIE* (Lyse des Vésicules combinée à celle des Arbuscules)

C'est un processus de dégradation de l'endophyte qui relève, tout à la fois, de la phagocytose des arbuscules (*thamniscos*) et de la lyse des vésicules (*physalis*).

Sans préjuger des conclusions que nous serons conduit à en tirer ultérieurement, nous pouvons déjà tenter de ventiler les diverses unités systématiques de Ptéridophytes entre les différentes modalités possibles de lyse des endophytes susceptibles de s'y associer (cf. Tableau IV).

Manifestement près de 80 ans après que les premiers isolements de champignons endophytes aient été réalisés par Noël Bernard, chez des Orchidaceae, l'analyse de ces complexes symbiotiques de Ptéridophytes, si nuancés dans leurs rapports ultimes Hôte - Champignon, reste (ainsi que nous l'avons exposé précédemment) un "tour de force". C'est dire la solidité, l'intimité des relations nouées entre les deux partenaires et, par là, nous rejoignons les conceptions générales de Lewis (1973) que nous allons plus particulièrement appliquer au

groupe des Ptéridophytes qui nous préoccupe ici. Avec Lewis force est de reconnaître qu'il est bien deux types profondément différents de symbiose (ou vie en commun) :

- La *symbiose parasitaire* ne dure guère. Du fait du déséquilibre entre les partenaires, elle aboutit à la destruction prompte de l'*hôte* mal inspiré en accueillant son *parasite*.

- La *symbiose mutualistique*, au contraire, se singularise, non seulement par la permanence de ce contact intime entre les deux associés, mais aussi, et cela est capital, par un mouvement réciproque de métabolites. Classiquement, au minimum, l'hôte apporte des matières organiques et reçoit, en retour, de l'eau et des sels minéraux par le biais du champignon.

TABLEAU IV

PROPOSITION DE REPARTITION DES FAMILLES DE PTERIDOPHYTES MYCOTROPHES ENTRE LES DIVERS TYPES DE COMPLEXES DEFINIS AU TABLEAU III

Types de lyse définis par Burgeff :	Familles de Ptéridophytes possédant des complexes appartenant à ces types :
Ptyophagie	Urostachyaceae (ex. *Huperzia billardieri, gracile, selago, phlegmaria*), Equisetaceae (?), Hymenophyllaceae *p.p. (gen. Hymenophyllum l.s.)*, Blechnaceae, Pteridaceae *p.p.*, Aspleniaceae *p.p.* Aspidiaceae *p.p.*
Chylophagie	Lycopodiaceae *p.p.* (ex. *Diphasium complanatum*)
Nécrophagie	Lycopodiaceae *p.p.* (ex. *Lycopodium annotinum, clavatum, Lepidotis volubilis*)
Nécrochylophagie	Lycopodiaceae *p.p.* (ex. *Lepidotis cernua, inundata*)
Tolypophagie	Psilotaceae, Tmesipteridaceae, Osmundaceae, Gleicheniaceae Stromatopteridaceae, Hymenophyllaceae *p.p. (gen. Trichomanes l.s.)*
Thamniscophagie	Rhyniaceae, Selaginellaceae, Marattiaceae, Schizaeaceae, Cyatheaceae, Aspidiaceae *p.p.*, Aspleniaceae *p.p.*, Cheiropleuriaceae, Polypodiaceae *p.p.*, Pteridaceae *p.p.*, Vittariaceae
Thamnisco-Physalidophagie	Davalliaceae, Pteridaceae *p.p.*

Les cellules-hôtes ne mourant pas dans le cas de telles associations, on considèrera les symbioses mutualistiques comme de bons exemples de biotrophie (ou vie prolongée d'un organisme étranger au sein de cellules vivantes). Si l'on veut bien se souvenir (cf. plus haut) que la quasi-totalité des Champignons impliqués dans des endosymbioses que nous évoquons ici sont "assignés à résidence" (puisque les difficultés sont énormes pour les obtenir en culture pure) on acceptera aisément que nous les tenions donc pour *symbiontes biotrophes obligés*. Ce sont des Champignons dont le développement durable dans les tissus est favorisé par une indiscutable

hyposensibilité des hôtes investis... encore que les réactions morphologiques sur lesquelles nous reviendrons plus loin traduisent une indubitable et très importante "pression de la symbiose fongique".

Puisqu'il n'y a pas destruction massive de cellules de l'hôte, non plus que de tissus entiers, la physiologie du partenaire supérieur est durablement altérée et le pousse à fournir continûment des susbtances solubles simples à son associé discret, en même temps que, sous l'influence de cette présence étrangère, la longévité des cellules (et donc des tissus) est accrue.

C'est à la faveur de processus de lyse (ou digestion) ponctuelle que l'hôte récupère, tout à la fois, des métabolites semblables à ceux que le champignon avait dérivés à son profit, et des métabolites nouveaux élaborés par l'endophyte à partir de ceux qu'il a reçus. On ne peut donc taire la réalité, à terme, d'un certain bénéfice nutritionnel du partenaire ptéridophytique et l'on doit même raisonnablement penser que, dans le cas d'hôtes dépourvus de chlorophylle (gamétophytes hypogés par exemple) le champignon joue un précieux rôle de pourvoyeur en métabolites vitaux pour son hôte. La ressemblance n'est-elle pas frappante entre les exigences des spores d'Ophioglossaceae, de Lycopodiaceae ou de Psilotaceae engendrant symbiotiquement de bien curieux gamétophytes et celles, fort bien cernées physiologiquement (notamment la fourniture de certaines vitamines et auxines par le champignon) pour que germent les minuscules graines d'Orchidaceae ?

La distinction à laquelle songe Lewis (1973) entre :

- d'une part, les ectomycorrhizes plus les endomycorrhizes vésiculo-arbusculaires, et
- d'autre part, les associations fongiques des Orchidaceae et des Ericaceae,

s'estompe manifestement lorsque l'on évoque cette symbiose au niveau des prothalles incolores de diverses Ptéridophytes. Chez ceux-ci l'hôte nous semble avoir le bon rôle et se conduit, presque à l'échelle cellulaire puisque la lyse au sein d'une cellule n'implique pas la digestion dans la cellule voisine, comme un parasite nécrotrophique léger à l'égard de son associé fongique. C'est précisément la "délicatesse" de ce parasitisme nutritionnel qui garantit la durabilité de l'association.

SIGNIFICATION PHYSIOLOGIQUE DE LA SYMBIOSE CHEZ LES PTERIDOPHYTES

Indiscutablement la symbiose fongique chez les Ptéridophytes a une signification physiologique. C'est un *besoin* beaucoup plus qu'un *caprice*. Cela est, de jour en jour, sans cesse mieux démontré même dans le cas de ces complexes intimes que sont les endomycorrhizes. Avec Baylis (1972, 1974), par exemple, nous partageons l'opinion selon laquelle l'absorption d'éléments précieux (tel le Phosphore) à partir des sols n'en renfermant que des quantités assez limitées est sous la dépendance soit de la richesse du système souterrain en poils absorbants, soit de l'association symbiotique des rhizomes ou des racines. Dès 1935 Bower écrivait d'ailleurs, à propos des Ptéridophytes: " fungal symbiosis can be considered as a

substitute for chlorophyll nutrition... or a very efficient way of absorption of scarce nutrients on poor substrates." Très récemment Cooper (1975, 1976, 1977) a révélé les différences de comportement du *Pteridium aquilinum*, de l'*Histiopteris incisa* ou du *Dryopteris filix-mas* porteurs ou non d'endomycorrhizes et croissant sur des sols diversement pourvus en phosphore. Il apparaît nettement que l'endomycorrhization de ces trois Fougères Leptosporangiées n'entraîne un gain de croissance des sporophytes que si la teneur du sol en phosphore est suffisamment basse. Pour des teneurs plus élevées en phosphore du sol cette endomycorrhization peut quand même se produire mais elle exerce plutôt alors un effet freinateur sur la croissance des hôtes (Cooper 1975). Au niveau des gamétophytes du *D. filix-mas* la symbiose fongique est sans conséquence sur la genèse des gamétanges ou l'initiation des jeunes sporophytes.

En outre une impression identique de "malléabilité" dans les relations biotrophiques entre certaines Ptéridophytes et leurs associés fongiques se dégage clairement des études conduites par Hepden (1960) chez une Fougère Leptosporangiée (*Phyllitis scolopendrium*). L'infection par un *Pythium* peut, au niveau des gamétophytes : ne point se réaliser, ou conduire à brève échéance à la mort de ces prothalles, sinon engendrer une symbiose durable "under certain critical conditions".

D'après les conclusions de cet auteur, chez de nombreuses Fougères évoluées, il convient de considérer "the vesicular-arbuscular mycorrhizal condition as one of controlled parasitism" encore qu'elle soit , selon notre collègue, un peu plus stable, un peu moins rare au niveau des sporophytes.

Nous ne saurions, bien entendu, laisser penser au lecteur que nos connaissances relatives aux interrelations entre les deux partenaires de la symbiose fongique se limitent à ces seuls exemples chez les Ptéridophytes. D'ailleurs, à la faveur des pages qui suivent, nous aurons maintes occasions de souligner, ici la fréquence, ailleurs la constance des associations, tantôt au niveau de l'une des phases seulement (gamétophytique ou sporophytique), parfois au contraire intéressant l'ensemble du cycle d'une espèce donnée.

APERCU SYSTEMATIQUE DES ENDOSYMBIOSES FONGIQUES CHEZ LES PTERIDOPHYTES

PSILOPHYTA. Psilophytopsida.

On connaît déjà de très nombreuses formes fossiles de Psilophytopsida et plusieurs d'entre elles ont même été décrites avec minutie. Hélas, les parties basales des sporophytes (dans la majorité des cas) et les gamétophytes (presque toujours) nous sont inconnus. On a hâte d'en savoir davantage sur les *Cooksonia* décrits dès 1937 en Grande-Bretagne par Lang et, plus récemment, par Banks (1973) aux Etats-Unis. Ne s'agit-il pas, à ce jour, des plus anciens végétaux vasculaires connus (Silurien supérieur) ? La connaissance de leurs parties basales et la recherche d'une éventuelle symbiose offriraient un immense intérêt.

Nous nous posons quelques questions comparables à propos de l'*Eogaspesiea gracilis* découvert en Gaspésie par Daber (1959) et du contraste frappant existant entre ses tiges

dressées sporangifères et ses axes rampants vascularisés; ces derniers étaient-ils symbiotiques et appartiennent-ils au sporophyte ou représentent-ils des gamétophytes ?

Si nous nous posons de telles interrogations, c'est que le cas de l'*Horneophyton lignieri* nous incite à le faire. On sait, depuis Kidston et Lang (1921) que les bases de tiges dressées et la plupart des axes rampants hébergeaient un endophyte : le *Paleomyces horneae*. Or le prétendu "rhizome" était un organe lobé, tuberculeux, non vascularisé (à la différence des axes dressés). Nous partageons la conviction de Merker (1958, 1959, 1961) et de Chesters(1964) selon laquelle il ne s'agirait là que du gamétophyte charnu, moniliforme, non vascularisé, de l'*H. lignieri*. De la sorte cette Psilophytale aurait constitué, dès le Dévonien moyen, des mycothalles et des mycorrhizomes (en ce qui concerne la base des axes dressés). On ne peut taire les très intéressantes observations de Bhutta (1973), lequel, décrivant les premiers stades de la germination des spores d'*H. lignieri*, remarqua , au niveau de très jeunes gamétophytes, la présence de "fungal hyphae attached to the main filamentous outgrowth..." et insista sur le fait que "overall increase in size appears to be due mainly to enlargement of cells". Quiconque veut se souvenir des processus de germination chez d'autres végétaux précocement symbiotiques (Orchidaceae ou Ptéridophytes diverses, cf. plus bas) ne manquera pas d'en dégager la probable signification.

PSILOPHYTA. Psilotopsida.

A la faveur des travaux de Kidston et Lang (1917, 1921) puis de Boullard et Lemoigne (1971 notamment) il ne fait aucun doute que les deux phases du *Rhynia gwynne-vaughanii* du Siegenien et surtout de l'Emsien (d'après Banks 1974), telles que Lemoigne (1968, 1969) les a définies, hébergent le même endophyte et constituent donc, respectivement et immanquablement, des mycothalles et des mycorrhizomes. Compte-tenu de l'existence simultanée d'arbuscules et de vésicules et de leur mode de lyse, ces complexes appartiennent au type thamniscophage.

Les associations fongiques élaborées par les *Psilotum* et les *Tmesipteris*, tant au niveau de leurs rhizomes coralloïdes qu'au sein de leurs gamétophytes souterrains, sont du type tolypophage. Parfois, il est vrai, des indices de physalidophagie se manifestent du fait de l'élaboration de vésicules appelées à résorber leur contenu lors de leur lyse. Ces mycothalles et mycorrhizomes nous sont bien connus grâce aux travaux de divers auteurs dont Dangeard (1890) et surtout Lawson (1917) puis Holloway (1917, 1921 et 1938).

Manifestement une grande similitude de comportement sur le plan de la symbiose fongique caractérise les divers représentants de la classe des Psilotopsida, à savoir l'existence de :

- gamétophytes bisexués, tubérisés, à infection fongique constante et généralisée, excepté au niveau des files de cellules centrales vascularisées (*Rhynia*, certains *Psilotum*) ou simplement à "vocation" conductrice (chez d'autres *Psilotum* et chez les *Tmesipteris*);
- sporophytes vivaces, toujours pourvus de mycorrhizomes constitués par le même champignon que celui des mycothalles et respectant pareillement certaines cellules ou certaines zones des axes investis.

PLANCHE 3

Figure 1. *Horneophyton lignieri*

Premiers stades (a à e) de développement des gamétophytes à partir de spores. Noter sur la figure 1 d la présence d'hyphes fongiques (h).

(D'après Bhutta 1973)

Figure 2. *Ophioglossum pendulum*

Premiers stades (a à e) de développement des gamétophytes à partir de spores. Noter sur les figures 1 d et 1 e les débuts d'infection fongique (if).

En 1 f et 1 g, quelques cellules hébergeantes de gamétophytes plus âgés.

(D'après Campbell 1908)

Figure 3. *Huperzia selago*

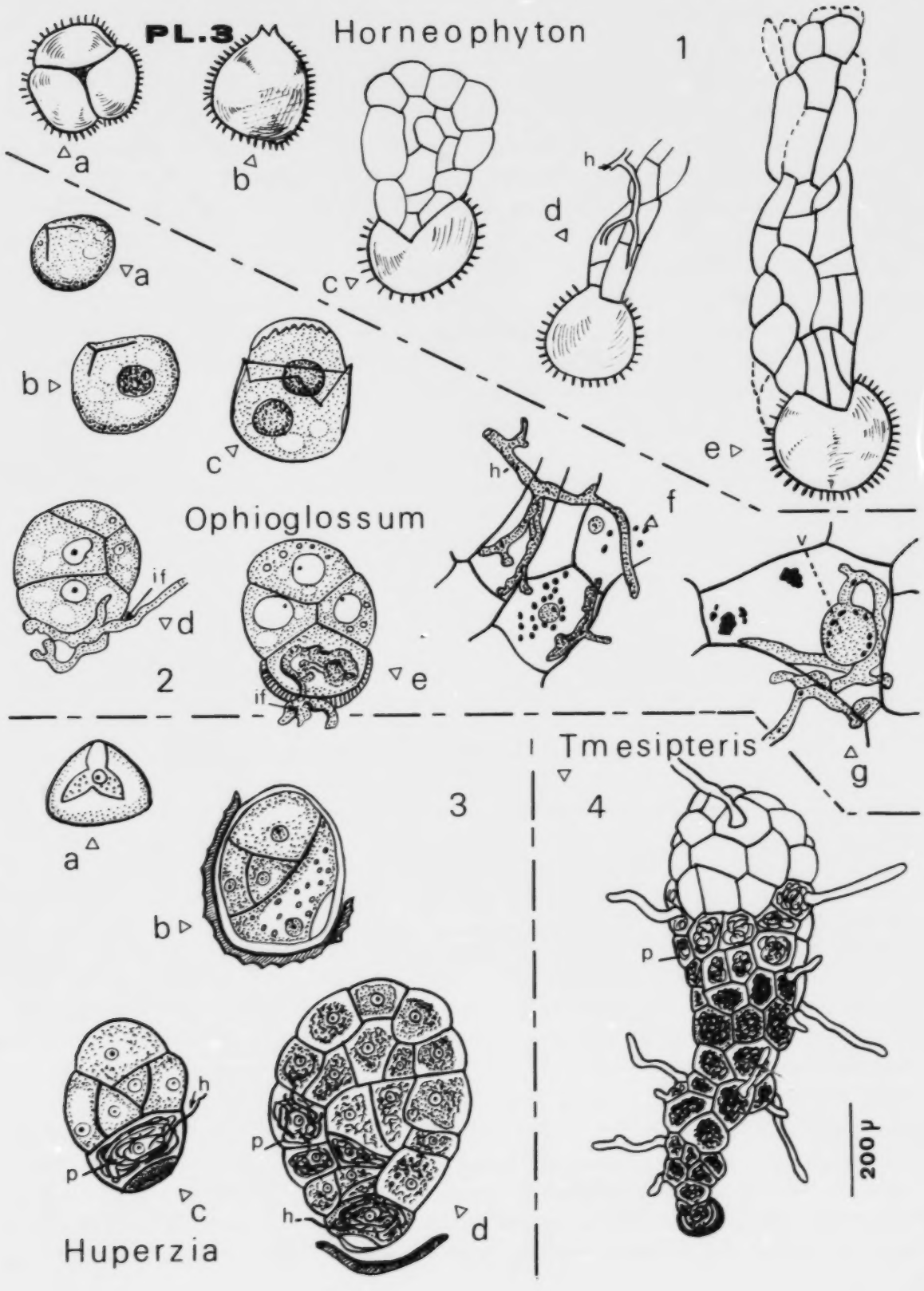
Premiers stades de développement des gamétophytes. Les hyphes (h) de l'endophyte élaborent très précocement des pelotons (p) dans la partie basale des jeunes gamétophytes.

(D'après Bruchmann 1910)

Figure 4. *Tmesipteris tannensis*

Aspect d'ensemble d'un très jeune gamétophyte intensément infecté par un champignon symbiotique élaborant des pelotons (p).

(D'après Holloway 1921)


PL.3
Horneophyton
1
a
b
c
d
h
e
Ophioglossum
2
if
f
v
g
Tmesipteris
3
4
p
200 µ
Huperzia

LYCOPHYTA. Lycopsida.

Isoetales

Ainsi que le soulignent Chaloner et Boureau (*in* Boureau 1967 p. 713):" Il est tentant de voir dans *Isoetes* le dernier élément d'une série réductrice partant des Lycopodes arborescents non ramifiés du Carbonifère....". Datant, en ce qui les concerne, du Crétacé, sinon du Jurassique, voire du Trias, les *Isoetes*, amphibies ou aquatiques, ne livrent aucun exemple de réelle symbiose fongique, que l'on s'adresse à leurs sporophytes ou à leurs gamétophytes ténus et unisexués.

Lycopodiales

Il en est tout autrement des Lycopodiales, déjà symbiotiques dès le Houiller (au moins!) si l'on se réfère aux belles observations de Weiss (1904). Ce sont en effet d'indiscutables mycorrhizes que cet auteur décrit, avec mycélium intracellulaire pelotonné et amas résiduels centraux comme il en est de fort nets de nos jours chez d'autres Ptéridophytes (pour ne parler que de ce groupe). L'hôte des Lower Coal Measures était une indiscutable Cryptogame Vasculaire que Weiss reconnaît :" to have most affinity to the Lycopodiales". Certains caractères anatomiques permettent de lui assigner un habitat non marécageux et, par conséquent, plus propice encore à la constitution de complexes mycorrhiziens que les milieux humides si fréquents à cette époque.

La systématique des représentants actuels de l'ordre a été profondément remaniée par Rothmaler (1944). Nous utiliserons d'ailleurs ici les nouvelles désignations en accord avec cette systématique moderne qui ventile les Lycopodes entre deux familles comptant en tout quatre genres, à côté du très curieux *Phylloglossum drummondii* et du fort ancien *Asteroxylon* que nous nous sentons autorisé, par Lyon (1964) et Banks (1968) à rattacher aux Lycopodes.

Bien décrit sous le nom de *Paleomyces asteroxyli* par Kidston et Lang (1921) un indiscutable champignon endophyte existe dans le cortex interne des rhizomes d'*A. mackiei* et dans les parties basales des axes dressés ayant une structure de transition entre rhizome et tige. A la lumière de nos propres observations (Boullard et Lemoigne, 1971), nous pensons qu'il est parfaitement judicieux de parler ici de mycorrhizomes. En outre, si nous n'entendons pas échafauder d'audacieuses hypothèses, nous ne sommes toutefois pas les seuls à penser que les parties basales des *Asteroxylon*, symbiotiques, pourraient être de nature gamétophytique.

Chez le *P. drummondii* que certains n'hésitent pas à comparer sous sa forme sporophytique adulte à un jeune *Lepidotis cernua*, se succèdent, avec une absolue constance, mycothalles et mycorrhizes. Les gamétophytes charnus, partiellement chlorophylliens, bisexués, sont incolores dans leur partie inférieure,et là, très richement colonisés par l'endophyte que l'on retrouve dans le cortex racinaire où il constituera, pareillement, des complexes tolypophages (cf. Holloway 1935).

Le monde des Lycopodes, si complexe que Rothmaler (1944) a jugé qu'il s'imposait d'en remettre l'unicité générique en cause, va nous placer en face d'une manifeste diversité des comportements symbiotiques même si, morphologiquement, l'endophyte apparaît assez uniforme avec ses hyphes, le plus souvent aseptées, grossièrement pelotonnées (Pl. 1, fig. 5), ne

produisant que très rarement d'authentiques vésicules intracellulaires gorgées de lipides (chez les *Lepidotis cernua, Diphasium alpinum* ou *Huperzia selago* par ex.). On sait d'ailleurs que plusieurs endophytes différents sont très certainement susceptibles de constituer des mycothalles avec les prothalles de Lycopodes (Freeberg 1962 p. 534).

Pouvons-nous rappeler icique, d'après Meschinelli (1898), nous devons à Smith une bonne description de symbiose fongique dans le système souterrain d'un *Lepidodendron*, forme fossile de Lycopsida des Lower Coal Measures ? Au niveau des sporophytes de Lycopodes actuels nous n'avons pu déceler l'existence de mycorrhizes que chez 19 des 31 espèces que nous avons étudiées (Boullard 1957) et encore s'agissait-il parfois de formations inconstantes et/ou très discrètement représentées chez telle ou telle espèce. Ainsi en fut-il des *Lepidotis cernua, Huperzia linifolia, ophioglossoides, phlegmaria, reflexa* ou *selago*. Les particularités des habitats de certaines espèces ne nous paraissent pas suffire pour expliquer de tels caprices en matière de mycorrhization.

Les gamétophytes des Lycopodes sont extrêmement curieux et leur découverte, le plus souvent, a conduit à des descriptions minutieuses. Charnus, bisexués, à croissance extrêmement lente, et ne dépassant guère quelques millimètres de longueur, ils affectent couramment la forme trapue d'un organe tubérisé de Plante Supérieure (cf. Pl. 4, fig. 4 et 5). Les prothalles de nombre d'espèces sont totalement incolores du fait de leur développement sous la terre ou dans l'humus accumulé à la fourche des arbres, cependant que, chez d'autres Lycopodes, ils s'avèrent en partie chlorophylliens, leur apex affleurant à la surface du sol et parfois la dépassant légèrement. La symbiose fongique est pratiquement de règle chez ces prothalles, seuls ceux des *Lycopodium nummularifolium* et *salakense* paraissant s'y soustraire (selon Treub 1888). Les modalités des échanges entre l'endophyte et son hôte ptéridophytique ont permis à Burgeff (1938) de distinguer (dans le cas des mycothalles de ces Lycopodes précisément) les types de lyse que nous avons définis précédemment (cf. Tableau III). A la faveur du Tableau V nous donnons un aperçu de cette diversité dans les processus de limitation du symbiote fongique par les gamétophytes de Lycopodes.

A la faveur de semis de spores *in vitro* Freeberg et Wetmore (1957) ont pu obtenir des gamétophytes de *D. complanatum* et d'*H. selago*. Mais ceux-ci se révélèrent verts et ramifiés et, en cela, très différents des mycothalles jusqu'ici rencontrés *in vivo*. Nous ne manquerons pas de réévoquer plus loin cette obtention de gamétophytes symbiotiques et ... atypiques !

Selaginellales

Il ne s'agit là que d'un ordre récent si l'on tient compte de son hétérosporie, encore que cette différenciation soit apparue "au moins deux fois indépendamment chez les Lepidodendrales et chez les Lycophytes herbacées" (Boureau 1967 p. 785). Pourtant on croit lui avoir découvert des antécédents fort anciens (les *Selaginellites* apparus depuis le Carbonifère inférieur et qui s'accordent excellemment avec les formes actuelles par maints caractères sporophytiques curieusement juxtaposés : les uns tenus pour primitifs, d'autres pour plus évolués).

PLANCHE 4

Figure 1. *Rhynia gwynne-vaughanii* (Mycothalle)
Vue schématique d'une reconstitution de gamétophyte (en 1 a) et coupe transversale (lame mince) (en 1 b). La zone occupée par le champignon endophyte est désignée par (en).
(D'après Lemoigne 1968)

Figure 2. *Psilotum triquetrum* (Mycothalle)
Prothalle entier (en 2 a) et en coupe transversale (en 2 b) avec archégones et anthéridies bien visibles en surface cependant que la zone interne occupée par le champignon endophyte est mentionnée (en).
(D'après Lawson 1917)

Figure 3. *Huperzia phlegmaria* (Mycothalle)
Vue d'ensemble d'un gamétophyte totalement hypogé et donc incolore.
(D'après Treub 1884)

Figure 4. *Diphasium complanatum* (Mycothalle)
Vue d'ensemble d'un gamétophyte totalement incolore, avec localisation de ses gamétanges.
(D'après Bruchmann 1910)

Figure 5. *Lycopodium clavatum* (Mycothalle)
Section verticale à travers un gamétophyte déjà porteur d'un jeune sporophyte (sp). La zone occupée par le champignon endophyte est désignée par (en).
(D'après Bruchmann 1910)

Figure 6. *Lycopodium obscurum*
Gamétophyte âgé (gam) ayant donné naissance à un jeune sporophyte (sp) se dressant déjà au-dessus du sol. Le prothalle a donc persisté après la fécondation et le développement d'un individu diploïde.
(D'après Gauthier et Dumais 1938)

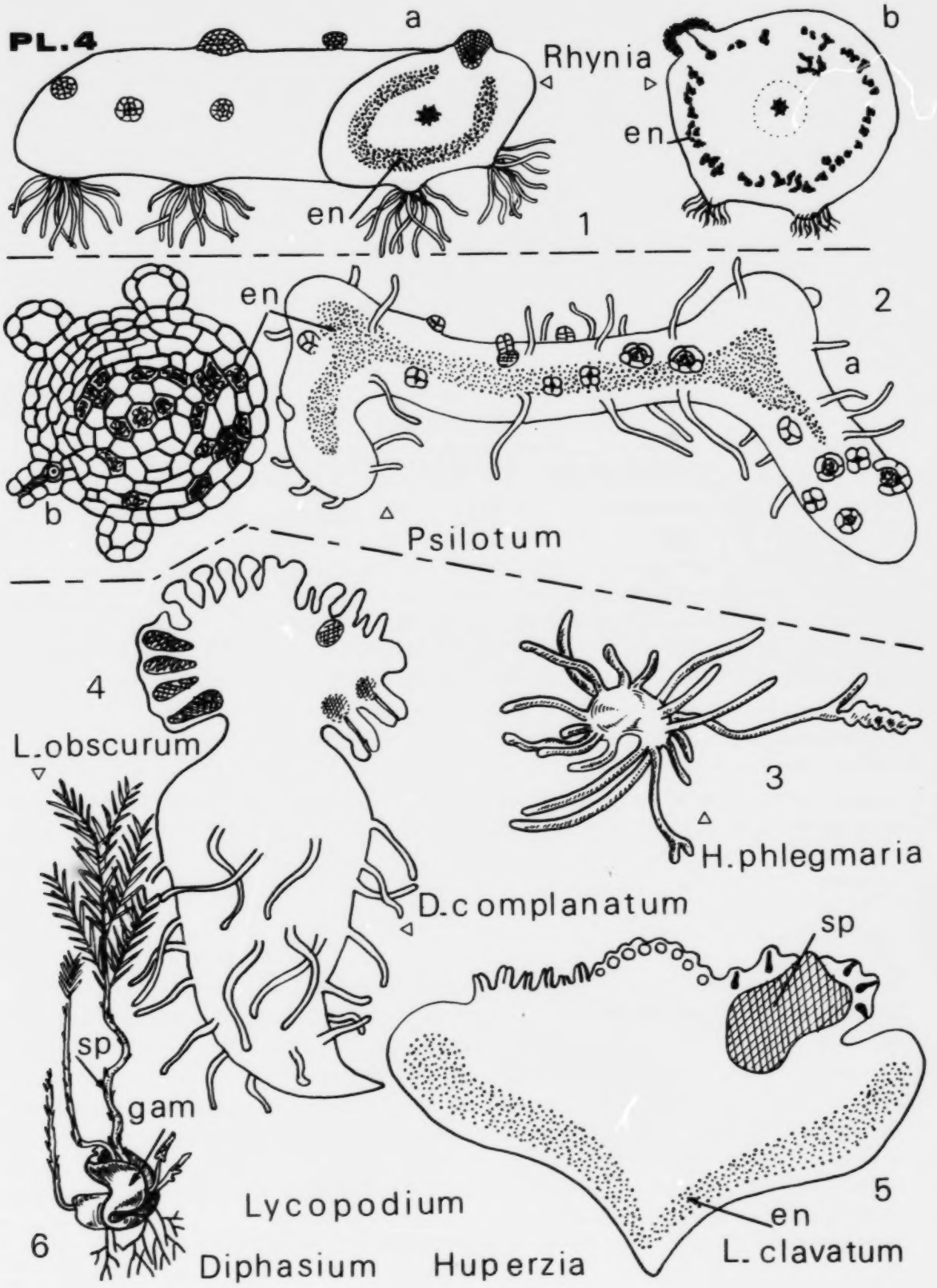

PL.4
a
b
Rhynia
en
en
1
en
2
a
b
Psilotum
4
L.obscurum
3
H.phlegmaria
D.complanatum
sp
sp
gam
5
en
L. clavatum
6
Lycopodium
Diphasium
Huperzia

TABLEAU V

DIVERSITE DES PROCESSUS DE LYSE FONGIQUE CHEZ LES GAMETOPHYTES DE QUELQUES ESPECES DE LYCOPODES PARTICULIEREMENT BIEN ETUDIEES

Position des Gamétophytes	Ptyophagie	Nécrophagie	Chylophagie	Nécro-Chylophagie
Souterrains	*H. billardieri* *H. carinata* *H. hippuris* *H. phlegmaria* *H. selago*	*Ly. annotinum* *Ly. clavatum* *Ly. scariosum* *Ly. volubile*	*D. complanatum*	
Partiellement épigés et chlorophylliens	*Ly. ramulosum*			*Le. cernua* *Le. inundata* *Le. laterale*

Nota: *Les genres sont conventionnellement désignés par (H) pour Huperzia, (Ly) pour Lycopodium, (D) pour Diphasium et (Le) pour Lepidotis.*

Très petits, unisexués, les gamétophytes ne sont jamais symbiotiques. Par contre, au niveau des racines des sporophytes (qu'il convient de bien distinguer des "porte-racines" ou "Wurzeltrager" des auteurs allemands) divers chercheurs ont, à travers les décennies (de Janse, 1897, à Hepden, 1970) reconnu l'existence de mycorrhizes occasionnelles , si ce n'est de mycorrhizomes (chez le *S. speciosa*, selon Harvey-Gibbson, 1902). Personnellement (Boullard 1957) l'examen de 24 espèces de *Selaginella* nous a permis d'observer 12 fois d'indiscutables complexes vésiculo-arbusculaires, parfois bien médiocrement développés il est vrai, voués à une lyse qui relève de la thamniscophagie. D'abord intracellulaires dans les assises périphériques, les hyphes infectantes, septées ou non, cheminent ensuite entre les assises de l'endocortex en s'y renflant en nombreuses et volumineuses vésicules riches en réserves lipidiques (cf. Pl. 1, fig. 2) en même temps qu'elles envoient des diverticules très rameux, générateurs d'arbuscules puis de ptyosomes, dans les cellules elles-mêmes.

SPHENOPHYTA

Les *Equisetum*, seuls représentants actuels, discrets, de cet embranchement, ne doivent pour autant faire oublier le glorieux passé des Arthrophytes. Les organes souterrains des formes fossiles, qu'ils aient été de nature caulinaire ou racinaire, n'ont hélas fait l'objet que de très rares descriptions détaillées. Récemment pourtant Agashe et Tilak (1970) ont reconnu l'existence d'indubitables mycorrhizes chez l'*Astromyelon cauloides*, Calamitaceae arborescente du Pennsylvanien supérieur. Intercellulaires et intracellulaires, les hyphes aseptées colonisent tout le cortex et différencient des vésicules globuleuses. Les auteurs dégagent de leurs observations la nette impression que l'endophyte devait être affine aux Péronosporales et songent en conséquence à un possible parasitisme du champignon aux dépens de l'*Astromyelon*.

Chlorophylliens, dressés, fugaces, et se singularisant par l'évolution tantôt simultanée tantôt successive de leurs gamétanges mâles et femelles, les prothalles de nos *Equisetum* sont toujours dépourvus de champignon symbiotique.

Chez les sporophytes le comportement varie avec les espèces mais, même lorsqu'une association mycorrhizienne est conclue, privilège qui paraît appartenir aux seuls *Equisetum* pourvus de tubercules, le complexe reste fort peu étendu et le nombre de cellules hébergeantes demeure réellement minime cf. Pl. 1, fig. 1). Les hyphes, septées ou non, y élaborent des pelotons intracellulaires très rudimentaires et différencient quelques vésicules. En bref, nous devons dire que la symbiose fongique ne s'exprime que très médiocrement chez les Equisetaceae.

FILICOPHYTA. Coenopteridopsida

Sous l'appellation de *Scleropteris illinoiensis*, Andrews et Lenz (1942, 1943) ont décrit des restes de *Zygopteris illinoiensis*, Coenopteridaceae du Pennsylvanien moyen, hébergeant un endophyte à vésicules et arbuscules. Les auteurs affirment la nature symbiotique de la relation qu'ils élèvent au rang de mycorrhizome. De nombreuses cellules corticales d'axes caulinaires renfermaient en effet de très denses agrégats mycéliens et des amas résiduels tout à fait comparables aux résidus de lyse chez les Orchidaceae ou chez d'autres plantes pourvues de complexes du type tolypophage.

C'est en étudiant la même Coenopteridaceae que Dennis (1970) a obtenu *de visu* la première "convincing evidence of the presence of Basidiomycete in the Paleozoic flora"... dans les trachéïdes il est vrai !

FILICOPHYTA. Eusporangiopsida

Chacun sait que se situent là deux familles de Fougères isosporées que singularise (entre autres caractères) le mode de genèse de leurs sporanges dérivant chacun d'un groupe de cellules. Ces deux familles, les Ophioglossaceae et les Marattiaceae, sont tenues pour archaïques.

Ophioglossaceae

Presque tous les gamétophytes d'Ophioglossaceae connus se sont révélés souterrains, bisexués, tubérisés, cylindriques ou ovoïdes (Pl. 5, fig. 1, 2, 3). Aucun n'échappe, dès les premiers stades faisant suite à la division de la spore, à l'infection fongique (Pl. 3, fig. 2) et la notion de prothalle d'*Ophioglossum*, de *Botrychium* ou d'*Helmintostachys* se confond donc avec celle de mycothalles. On se borne à distinguer, d'après leur forme, les mycothalles:

- cylindriques, et parfois rameux, des *Ophioglossum* et *Helmintostachys* (Pl. 5, fig. 1 et 3),
- de ceux, ovoïdes - aplatis, sinon franchement étirés, des *Botrychium* (Pl.5, fig. 2).

Les portions de gamétophytes accidentellement exposées à la lumière se révèlent, tout à

PLANCHE 5

Figure 1. *Ophioglossum vulgatum* (Mycothalles)

Gamétophytes entiers (en a et b) et en coupe transversale (en c). La zone occupée par l'endophyte (en) est en pointillé et les gamétanges sont bien reconnaissables.

(a et b, d'après Boullard 1958; c, d'après Bruchmann 1904)

Figure 2. *Botrychium lunaria* (Mycothalle)

Section verticale d'un gamétophyte déjà porteur d'un jeune sporophyte (sp) et densément infecté par un endophyte (en).

(D'après Bruchmann 1906)

Figure 3. *Helmintostachys zeylanica* (Mycothalles)

Gamétophyte entier porteur d'un jeune sporophyte (sp). Vue externe (en a) et vue en coupe (en b). La zone occupée par l'endophyte est désignée par (en).

(D'après Lang 1902)

Figure 4. *Actinostachys melanesica* (Mycothalle)

Schéma d'un gamétophyte entier, long de 5 millimètres environ, charnu et incolore.

(D'après Bierhorst 1968)

Figure 5. *Macroglossum smithii* (Mycothalle)

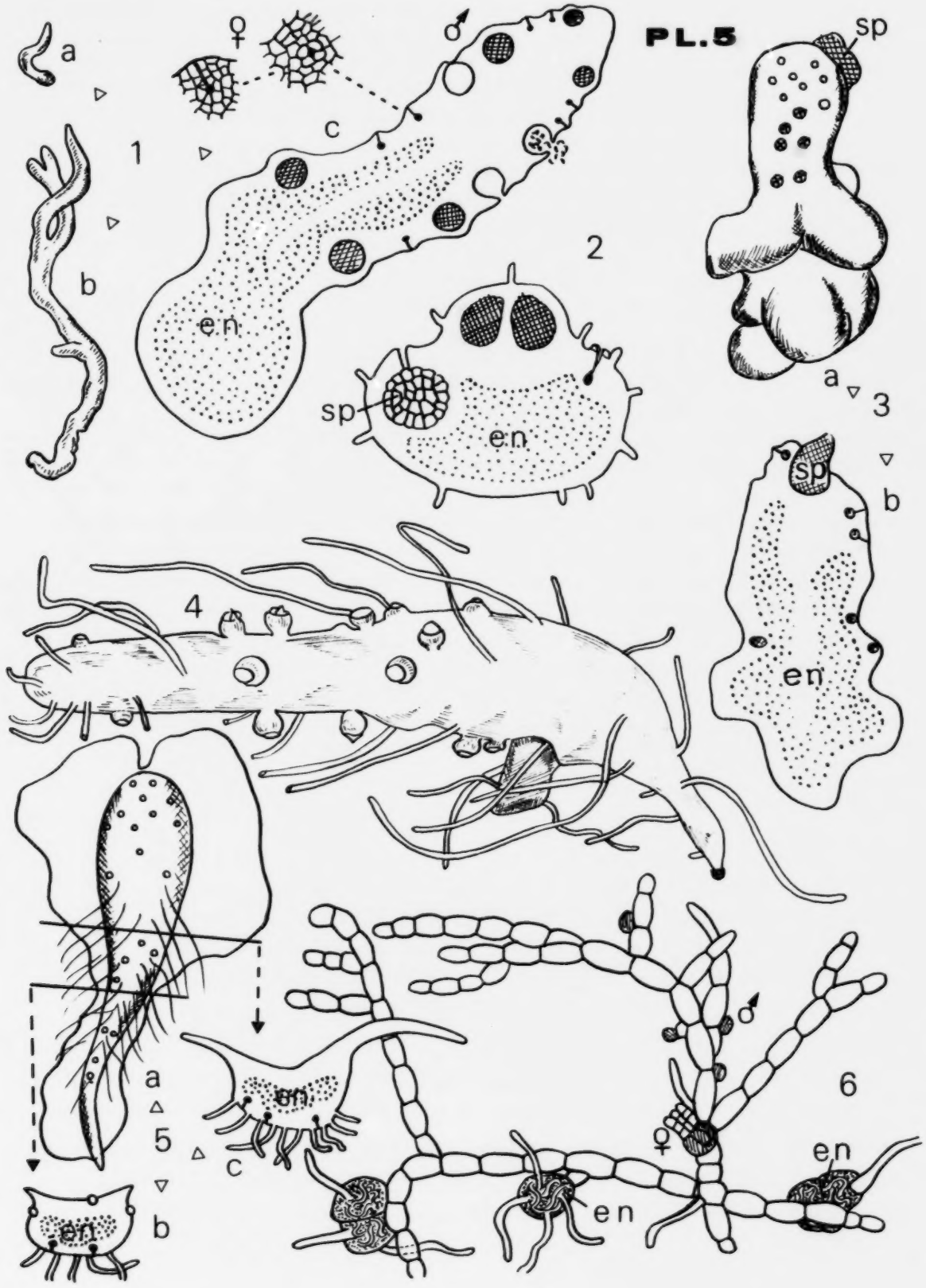
Vue d'ensemble d'un gamétophyte (en a) avec sa "nervure" extrêmement prononcée et hébergeant un champignon endophyte visible en (en) sur les sections transversales (b et c) pratiquées à deux niveaux différents.

(D'après Stokey 1942 et Campbell 1908)

Figure 6. *Schizaea pusilla* (Mycothalle)

Gamétophyte filamenteux hébergeant un champignon endophyte (en) dans ses rhizoïdophores.

(D'après Britton et Taylor 1901)


PL.5
a
♀
♂
1
c
b
en
2
sp
en
sp
a
3
sp
b
en
4
a
5
c
en
b
en
♂
6
♀
en
en

la fois, chlorophylliennes, fluettes, lobées et délaissées par le champignon endophyte qui respecte toujours, en outre, l'axe des prothalles et les assises cellulaires proches des gamétanges.

Au niveau des sporophytes la mycorrhization est absolument constante chez les *Ophioglossum* et les *Botrychium* cependant que les *Helmintostachys* adultes paraissent (comme certaines Orchidaceae) s'être totalement affranchis de la symbiose. A cette réserve près, nous pouvons donc affirmer que, chez les Ophioglossaceae, la symbiose est continue, en précisant que le même champignon est hébergé par les deux phases où il élabore des unions vésiculo-arbusculaires du type thamniscophage (Boullard 1957).

Marattiaceae

La constance de la symbiose fongique tout au long du cycle des Marattiaceae ressort clairement des observations successives et en particulier de celles de Campbell (1908), West (1917) ou Boullard (1957). Les complexes du type thamniscophage se localisent au niveau de l'épaisse "nervure" incolore des gamétophytes thalliformes, robustes (cf. Pl. 5, fig. 5), richement chlorophylliens sur les ailes.

Considérant le fait que la lyse de l'endophyte de cette phase sexuée reste souvent minime, certains auteurs ont cru pouvoir tenir le champignon pour parasite bénin. D'autres (dont Stokey 1942), ayant réalisé des semis aseptiques et obtenu des prothalles adultes, ont considéré que l'endophyte ne jouait aucun rôle important. Nous reviendrons sur ces assertions et les corrigerons ultérieurement.

Le champignon associé, que West (1917) a soigneusement décrit sous le nom de *Stigeosporium marattiacearum*, différencie avecla même fidélité dans les racines des sporophytes : des arbuscules, des vésicules et des resting-spores spectaculaires (cf. Pl. 2, fig. 1 et 4).

FILICOPHYTA. Protoleptosporangiopsida

Osmundaceae

On connaît la position systématique intermédiaire des Osmundaceae entre les deux autres grands ensembles de Filicophytes actuelles (Eu- et Leptosporangiopsida). La symbiose s'avère occasionnelle seulement au cours de la phase sexuée (prothalles verts, cordiformes ou rubanés à épaisse nervure) mais, par contre, elle demeure constante chez les jeunes sporophytes où de très grosses hyphes pelotonnées progressent jusque dans l'endocortex où elles sont réduites, par suite du mécanisme de la tolypophagie, à l'état d'amas résiduels (Pl. 1, fig. 4).

De Maggio (1967) a montré qu'à la faveur d'un enrichissement du milieu de culture en saccharose et en divers autres composés trophiques les prothalles de *Todea barbara*, en culture aseptique, peuvent différencier des trachéides.

FILICOPHYTA. Leptosporangiopsida

Cette très populeuse classe se laisse aisément scinder en deux, à savoir : les Filicales, homosporées, et les Hydroptéridales, hétérosporées.

FILICALES

Un aussi vaste ensemble que celui des Filicales regroupe des formes très diverses tant en matière de sporophytes que de gamétophytes, et les phénomènes de symbiose fongique sont extrêmement nuancés en fonction des familles, ce dont nous allons maintenant prendre conscience.

Schizaeaceae

Avec une absolue régularité (Boullard 1957) les sporophytes de toutes les Schizaeaceae possèdent des mycorrhizes, seule fluctue l'intensité de leur infection. Vésiculo-arbusculaires, typiquement, ces complexes mettent en cause le même endophyte que celui qui constitue, dans certains genres seulement, des mycothalles. La grande diversité morphologique des prothalles s'accompagne en effet d'une profonde variabilité des relations symbiotiques et l'on doit assurément distinguer :

- Les gamétophytes souterrains, incolores, charnus, cylindriques, très régulièrement et intensément symbiotiques des *Actinostachys dichotoma, intermedia, laevigata, melanesica* (Pl. 5 fig. 4) ou *oligostachya*. Ils ne manquent pas d'intimes ressemblances avec ceux des *Psilotum* ou des *Ophioglossum* par exemple.

-Les prothalles chlorophylliens et filamenteux des *Schizaea* porteurs, de loin en loin, de cellules massives ou "rhizoïdophores", constamment et densément infectées. Bower (1923 p. 279) considérait ces formations comme :"being clearly a mycorrhizic coalition. From their position it seems probable that these spherical cells represent branches of the filamentous thallus specialized for this method of nutrition" (Pl. 5, fig. 6).

- Enfin les gamétophytes verts et cordés des *Anemia, Mohria* et *Lygodium* à propos desquels toute mention de symbiose fait défaut.

Gleicheniaceae

Bien que le vaste genre *Gleichenia* ait été scindé par Copeland (1947) cela n'atténue en rien l'intérêt de la belle et très fréquente symbiose fongique qui se rencontre dans les deux phases du cycle de ces Fougères.

C'est surtout Campbell (1908, entre autres) qui a souligné l'infection quasi-constante des prothalles de *Gleichenia* lesquels, bien que verts, cordiformes, voire rubanés, accueillent un champignon endophyte dans les cellules incolores de leur épaisse "nervure" (elle peut compter jusqu'à 18 assises de cellules).

Chez les sporophytes la constance des mycorrhizes est absolue (cf. entre autres Boullard 1957). Au sein de l'exocortex racinaire l'endophyte colonise de longues files de cellules et ses pelotons mycéliens rudimentaires dégénèrent bientôt en masses résiduelles typiques de la tolypophagie.

Stromatopteridaceae

Les gamétophytes, souterrains, incolores, cylindriques, hébergent toujours un endophyte abondamment représenté. Le même champignon, pelotonné, générateur d'amas résiduels centraux, se rencontre systématiquement dans les organes hypogés des sporophytes. Il s'agit le plus souvent de rhizomes, dont certaines portions peuvent même se révéler dépourvues de vascularisation ! Cependant, à côté des tels mycorrhizomes, se différencient parfois des racines aussitôt transformées en mycorrhizes, fussent-elles anatomiquement atypiques puisque Bierhorst (1969 p. 170) souligne que "The root, although present in *Stromatopteris* in a clearly definable form, is not quite as distinct from other sporophytic axes as in other ferns".

Loxsomaceae

Proche des Hyménophyllacées, le *Loxsoma cunninghami* néo-zélandais élabore des endomycorrhizes avec deux champignons distincts responsables, respectivement, de complexes des types tolypophage et thamniscophage. Par contre les gamétophytes classiques, cordés, restent asymbiotiques.

Hymenophyllaceae

Les systématiciens modernes dissèquent cette grosse famille en plus de 30 genres. Nous ne mettons point leur argumentation en cause mais, par souci de clarté et de concision, nous en resterons ici aux deux genres traditionnels : *Hymenophyllum* et *Trichomanes*.

Sur le plan de la symbiose deux types morphologiques d'endophytes se partagent les associations chez les Hymenophyllaceae (Boullard 1957) :

- Le "type A" : il possède des hyphes d'une extrême ténuité (diamètre de l'ordre du micron), assurément septées hors des organes investis, élaboratrices de pelotons très denses et subissant *in fine* la lyse par ptyophagie.
- Le "type B" : ses grosses hyphes, aseptées, différencient des pelotons assez rudimentaires mais voués, eux, à la tolypophagie, et des vésicules intercalaires ou terminales.

Pareillement chlorophylliens, les gamétophytes des Hymenophyllaceae se ventilent, sur le plan morphologique, entre les lanières unistrates à gamétanges marginaux des *Hymenophyllum*, hébergeant parfois un champignon du "type A" (cf. Holloway 1930) et les filaments aranéeux des *Trichomanes*, susceptibles eux aussi d'accueillir un endophyte, celui du "type B" (cf. Bower 1923, vol. II, p. 246). A propos de ces symbioses inconstantes dans les prothalles d'espèces appartenant aux deux genres, Holloway écrit : "The fungal infection is only of minor importance in these gametophytes".

Les sporophytes des *Hymenophyllum* possèdent des racines extrêmement fines qu'habite le champignon du "type A" avec une constance absolue, cependant que, chez les *Trichomanes* (hormis la section *Hemiphlebium* arhize, et de ce fait asymbiotique) une nette majorité des espèces constituent avec le "type B" de champignon des mycorrhizes tolypophages. Il s'est avéré fort

instructif d'étudier la conduite symbiotique d'espèces d'Hymenophyllaceae tenues pour intermédiaires entre les deux énormes genres classiques. Chez elles coexistent les deux types d'endophytes :

- se partageant équitablement la colonisation racinaire chez l'*Hymenophyllum membranaceum* par exemple,
- en nette concurrence chez d'autres espèces où le "type A" domine (cas du *Trichomanes reniforme* par exemple) ou bien le "type B" (cas du *Trichomanes pallidum*, Pl. 1, fig. 3) par exemple.

Cyatheaceae

Chlorophylliens et cordés les gamétophytes des Cyatheaceae demeurent asymbiotiques. Par contre les racines enterrées des sporophytes (et non celles constituant un manchon autour des troncs) hébergent, en règle générale, un endophyte distribué par plages, et qui différencie là vésicules, arbuscules, puis ptyosomes lorsque la thamniscophagie a commencé (Boullard 1957).

Cheiropleuriaceae

L'isolement du *Cheiropleuria bicuspis* en une nouvelle famille repose essentiellement sur des observations relatives à la symbiose fongique du type thamniscophage qui touche avec constance les deux phases de son cycle (Nakai 1933, Boullard 1957) et tout spécialement ses gamétophytes "elongated rather than cordate or reniform" (Pl. 6, fig. 3). Il n'est pas vain de rappeler ici avec quel intérêt Stokey et Atkinson (1954) ont considéré cette espèce qu'ils rapprochent particulièrement des Dipteridaceae, des Matoniaceae et même des Gleicheniaceae!

Pteridaceae

D'assez nombreuses espèces de Pteridaceae ont fait l'objet d'investigations en matière de symbiose fongique. Au niveau des sporophytes des mycorrhizes ont été décrites dans 50 % des cas environ. Mais Cooper (1975, 1977) nous a déjà incité à beaucoup de prudence dans l'interprétation des résultats en mettant en cause la richesse des sols en éléments trophiques. Quoi qu'il en soit du déterminisme, précisons ici que les complexes créés sont essentiellement dus à un endophyte asepté, à grosses hyphes, générateur d'arbuscules et de vésicules. Pourtant nombre de nuances se manifestent :

- qu'il s'agisse des mycéliums endophytes qui peuvent se révéler :
  - .= septés, voire moniliformes, dans les seules assises périphériques;
  - .= pourvus d'anses d'anastomose et piètres mycorrhizateurs également;
  - .= aseptés et présents dans la plupart des assises corticales;
- ou des différenciations de l'associé siphoné :
  - .= pelotons rudimentaires engendrant latéralement des arbuscules;
  - .= vésicules classiques à contenu dominé par les inclusions lipidiques;
  - .= vésicules à valeur de "sporocystes" (avec contenu divisé en spores comme nous en avons décrites chez le *Pteridium aquilinum* (Pl. 2, fig. 2) ou chez le *Pityrogramma*

PLANCHE 6

Figure 1. *Hymenophyllum blumeanum*

Gamétophyte rubané.

(D'après Stokey 1948)

Figure 2. *Trichomanes rigidum*

Gamétophyte filamenteux portant un jeune sporophyte (sp).

(D'après Von Goebel 1888)

Figure 3. *Cheiropleuria bicuspis*

Gamétophyte cordé hébergeant un champignon endophyte (en) au niveau de son coussinet.

(Adapté d'après Stokey et Atkinson 1954)

Figure 4. *Polypodium vulgare*

Stades successifs (de a à d) d'évolution d'un gamétophyte cordé, classique.

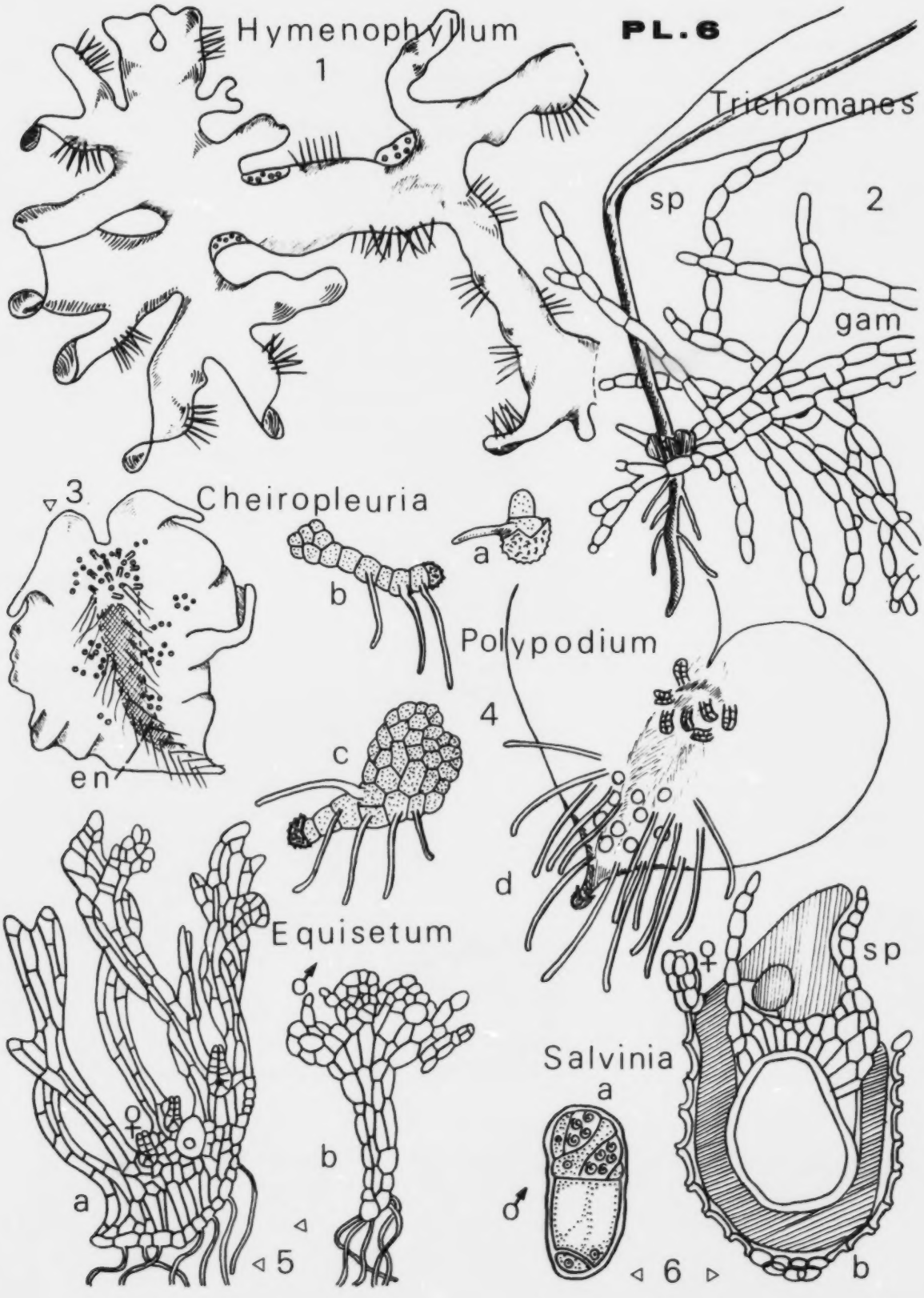
Figure 5. *Equisetum spec.*

Gamétophytes au stade femelle (a) et mâle (b), chlorophylliens, ténus, dressés.

(D'après Hofmeister 1852)

Figure 6. *Salvinia natans*

Gamétophytes mâle (en a) et femelle (en b), ce dernier supportant un jeune sporophyte (sp).


PL.6
Hymenophyllum
1
Trichomanes
sp
2
gam
3
Cheiropleuria
a
b
Polypodium
4
c
en
d
Equisetum
♀
sp
♂
Salvinia
a
b
a
5
♂
6
b

calomelanos;

- sinon des processus de limitation du champignon symbiotique :
  - .= ptyophagie chez le *Pityrogramma calomelanos* ou l'*Adiantum wagneri*;
  - .= thamniscophagie dans la majorité des cas;
  - .= thamniscophysalidophagie chez le *Pteridium aquilinum* par exemple.

Les gamétophytes, chlorophylliens et cordés, demeurent régulièrement étrangers à toute symbiose fongique.

Davalliaceae

Si une semblable "immunité" caractérise les gamétophytes chlorophylliens et cordés des Davalliaceae, les sporophytes se révèlent encore assez couramment mycorrhizés, surtout dans les genres *Nephrolepis* et *Davallia*. L'endophyte qui colonise de longues files de cellules y élabore en particulier une riche gamme de vésicules à valeur, selon les cas, d'entrepôt de réserves, de sporocystes (chez le *Nephrolepis exaltata* par exemple) sinon de "Knaüelvesikeln" (chez des *Arthropteris* et des *Nephrolepis)*. Les processus de lyse relèvent de la thamniscophysalidophagie.

Aspidiaceae

Les associations symbiotiques se raréfient manifestement chez les Aspidiaceae. Les prothalles "en coeur" sont régulièrement immuns et ce n'est pas l'infection sporadique et tardive de ceux du *Dryopteris filix-mas* (Cooper 1977) qui infléchira notre jugement. Au niveau des sporophytes (cf. en particulier Skeppstedt 1952 et Boullard 1957) la mycotrophie, nettement réalisée chez quelques espèces (*Dryopteris filix-mas, D. linnaeana, Matteucia struthiopteris*, entre autres) s'y présente sous des aspects mycéliens, arbusculaires et vésiculaires (vésicules typiques, sporulées, ou transformées en Knaüelvesikeln) conduisant vers des processus de lyse variés : ptyophagie ou thamniscophagie. Les *Elaphoglossum* hébergent fréquemment un endophyte d'une extrême finesse densément pelotonné, très comparable à celui qu'abritent les *Hymenophyllum*.

Blechnaceae

Aux gamétophytes asymbiotiques succèdent des sporophytes médiocrement infectés et dont l'endophyte déverse son contenu dans les cellules-hôtes à la faveur d'une très nette ptyophagie. Des vésicules différenciées comme nous l'avons précédemment souligné peuvent être élaborées.

Aspleniaceae

La symbiose fongique devient très occasionnelle chez les représentants de cette famille. L'endophyte éventuel est parfois précocement jugulé par ptyophagie (ainsi en est-il chez l'*Athyrium filix-foemina*) sinon il subit une dégradation plus classique par thamniscophagie.

Les infections créées expérimentalement par Hepden (1960) au niveau des gamétophytes et des sporophytes du *Phyllitis scolopendrium* à l'aide d'un *Pythium* (mycorrhizogène chez diverses Plantes Supérieures) se sont révélées sans effet bénéfique pour la plante-hôte. Peut-on alors parler de symbiose ?

Vittariaceae
Polypodiaceae s.str.

Rares, médiocres et accidentelles sont les associations fongiques des *Vittaria Monogramma, Leptochilus* ou *Selliguea*. Nous assistons là, clairement, à l'affranchissement de ces Fougères par rapport à la symbiose. En aucun cas, à notre connaissance, les gamétophytes, qu'ils fussent filamenteux ou rubanés (Vittariaceae) sinon typiquement cordés (Polypodiaceae) n'hébergent un endophyte.

Parkeriaceae

Annuel par ses sporophytes, fugace par ses gamétophytes uni- ou bisexués (cf. Mahabalé 1948), le *Ceratopteris thalictroides* affectionne la vase et l'eau. Hormis de très légères et accidentelles infections fongiques de ses prothalles, cette Fougère n'élabore aucun complexe symbiotique.

HYDROPTERIDALES

Par leur taille, leur habitat, leur hétérosporie, les Marsileaceae et Salviniaceae sont réellement des Fougères très spéciales. Unisexués, fugaces, aquatiques, les gamétophytes échappent totalement à la symbiose. Il ne saurait être question de mycorrhizes chez les *Salvinia*, arhizes. Les examens répétés auxquels nous avons procédé chez les *Marsilea, Azolla* et *Pilularia*(Boullard 1957) nous ont permis de conclure à l'absence constante de symbiose, dans la nature, chez les Hydroptéridales.

CONSIDERATIONS SUR L'EVOLUTION DES PTERIDOPHYTES

A la faveur des données d'ordre anatomique, morphologique, biologique, paléontologique et systématique que nous venons d'exposer, il nous est maintenant possible de "prendre un peu de recul" pour juger, dans son ensemble, le monde des Ptéridophytes. Pour ce faire nous regrouperons nos connaissances sous trois rubriques :

- un Rappel chronologique succinct;
- un Aperçu de l'Evolution du Gamétophyte chez les Ptéridophytes;
- un Survol comparable dans le cas des Sporophytes.

RAPPEL CHRONOLOGIQUE SUCCINCT

Avec Banks (1970) nous pouvons allègrement enjamber les siècles, les millénaires mêmes et admettre que, par le biais des Bactéries et des Cyanophytes cellulaires, puis des Cyanophytes filamenteuses, et après des Eucaryotes autotrophes (Algues Vertes) ou non (Champignons) , puis des représentants d'autres groupes d'Algues, nous parvenons au crépuscule du

Silurien, voilà environ 400 millions d'années. C'est de ce moment là que date, en l'état actuel de nos connaissances, le premier Végétal Vasculaire connu (un *Cooksonia*). Mais les évènements vont se précipiter et, en 50 millions d'années à peine (la vie a dû apparaître sur notre planète il y a plus de 3 milliards d'années !), pendant le Dévonien, le monde des Ptéridophytes va prendre un formidable essor. On peut en effet affirmer, par fossiles interposés, que cette brève période a suffi pour que, en particulier :

- les cordons vasculaires connaissent un développement considérable;
- les parois des trachéides s'agrémentent de ponctuations;
- les formations secondaires s'imposent;
- la position des sporanges varie radicalement;
- l'habitus arborescent l'emporte sur les frêles tiges herbacées;
- les appendices passent de l'émergence à la fronde;
- l'hétérosporie se surajoute à la classique homosporie.

Mais nous n'avons pas le droit de penser qu'à partir du Néodévonien il n'y a plus guère de nouveautés à attendre et que, selon la formule de S. Leclercq :"Les jeux sont faits". En réalité, si le Dévonien a bien été une époque d'évolution fièvreuse chez les Ptéridophytes, cette évolution a quand même eu des lendemains et, jusqu'au Tertiaire, indiscutablement, les ordres, familles, genres, espèces, ont continué à se "mettre en place". Le Tableau VI rend compte de cette genèse progressive, pour les seuls groupes susceptibles d'alimenter notre discussion finale, c'est-à-dire pour ceux dont on connaît le comportement à l'endroit des champignons symbiotiques.

L'EVOLUTION DU GAMETOPHYTE DES PTERIDOPHYTES

On aurait grandement tort de croire que la phase sexuée des Ptéridophytes répond à un modèle unique, tant du point de vue de sa forme que sous l'angle de sa biologie.

L'image du prothalle "en coeur", chlorophyllien et fugace, est beaucoup trop scolaire et nous avons déjà, à la faveur de notre Tableau II, donné un aperçu plus nuancé de la diversité morphologique des gamétophytes des Cryptogames Vasculaires. Allant plus avant encore dans notre analyse, nous proposons au lecteur de considérer avec nous les données incluses dans le Tableau VII.

L'examen attentif de ce Tableau révèle plusieurs tendances indiscutables manifestées par les gamétophytes des Ptéridophytes et, en premier lieu, leur passage d'un habitat totalement hypogé à une condition partiellement puis totalement épigée et, finalement, leur localisation en milieu aquatique (chez les Hydroptéridales). Cette "migration" se développe parallèlement à un phénomène sur lequel nous reviendrons : l'évolution des rapports symbiotiques dont, tout à la fois, le Tableau VII et le Tableau VIII donnent déjà un aperçu.

Des formes les plus massives (Psilotopsida, Ophioglossaceae, Lycopodiaceae *p.p.* entre autres) aux termes les plus ténus (Lycophytes et Filicophytes hétérosporées) les prothalles tendent sans cesse à se minimiser, s'engagent dans un processus de réduction qui verra son couronnement chez les Angiospermes où le gamétophyte mâle sera représenté par le seul grain

TABLEAU VI

ANCIENNETE RELATIVE DES GRANDS GROUPES DE PTERIDOPHYTES

Si-lurien	Dévonien inf	Dévonien Moy	Dévonien Sup	Carbonifère Missis-sippien	Carbonifère Pennsyl-vanien	Per-mien	Trias	Juras-sique	Cré-ta-cé	Céno-zoïque
→→→→→ *Psilophytopsida*										
→→→→→→ *Psilotopsida*										
.? →→→→→→ *Lycophyta (Lycopodiales)*										
→→→→→→ *Lycophyta (Selaginellales)*										
→→→→→ *Lycophyta (Isoetales)*										
→→→→→ *Sphenophyta*										
→→→→→→ *Filicophyta (Coenopteridales)*										
.?				.? *Filicophyta (Ophioglossales)*						
→→→→→→ *Filicophyta (Marattiales)*										
→→→→→ *Filicophyta (Osmundales)*										
→→→→→→ *Filicophyta (Filicales: Schizaeaceae, Gleicheniaceae)*										
→→→→→→ *Filicophyta (Filicales : Matoniaceae)*										
.? →→→→→→ *Filicophyta (Filicales: Cyatheaceae)*										
→→→→→ *Filicophyta (Filicales : Hymenophyllaceae)*										
.? .? .? *Filicophyta (Filicales : Aspidiaceae Aspleniaceae Blechnaceae Davalliaceae Parkeriaceae Polypodiaceae Pteridaceae Vittariaceae)*										
→→→→→ *Filicophyta (Hydropteridales: Marsileaceae Azollaceae)*										
→→→→→ *Filicophyta (Hydropteridales: Salviniaceae)*										

TABLEAU VII

VENTILATION DES DIVERS TYPES MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES DE GAMETOPHYTES ENTRE LES FAMILLES ET/OU GENRES ESSENTIELS DE PTERIDOPHYTES

Souterrain Incolore Massif	En partie vert Massif	Vert Rubané Charnu	Vert Rubané + ou - ramifié	Vert Filamenteux	Vert Cordé Mince	Ténu
Durable Bisexué	Durable Bisexué	Durable Bisexué	Ephémère Bisexué	Ephémère Bisexué	Ephémère Bisexué	Ephémère Bisexué
Mycothalles constants						
Rhynia (1) *Psilotum (1)* *Tmesipteris (1)* *Lepidotis (2)* *Lycopodium (2)* *Huperzia (2)* *Diphasium (2)* *Ophioglossum (6)* *Botrychium (6)* *Helmintostachys (6)* *Stromatopteris (8)*		*Marattiaceae (6)* *Gleicheniaceae (8)*		*Schizaea (8)*	*Gleicheniaceae* (à bords ondulés) *(8)* *Cheiropleuriaceae (8)*	
	Phylloglossum (2) *Lycopodium (2)* *Lepidotis (2)* Parfois chez les *Ophioglossum (6)*					
Mycothalles occasionnels						
		Osmundaceae (7)	*Hymenophyllum (8)*	*Trichomanes (8)*	*Lygodium (8)* *? Mohria (8)* *Ceratopteris* (+ ou - spatulé) *(8)*	
Absence de Mycothalles						
		Vittariaceae p.p. (8) *Equisetum* (bi! ou uni? sexué) *(5)*			*Loxsomaceae (8)* *Cyatheaceae (8)* *Aspidiaceae (8)* *Aspleniaceae (8)* *Blechnaceae (8)* *Davalliaceae (8)* *Pteridaceae (8)* *Polypodiaceae (8)*	
						Isoetaceae (4) *Selaginellaceae (3)* *Azollaceae (9)* *Marsileaceae (9)* *Salviniaceae (9)*
				Vittariaceae p.p. (8) *Aspidiaceae (8)*		

LEGENDE

PSILOPHYTA (1)

LYCOPHYTA

Lycopodiales (2)

Selaginellales (3)

Isoetales (4)

SPHENOPHYTA (5)

FILICOPHYTA

Eusporangiopsida (6)

Protoleptosporangiopsida (7)

Leptosporangiopsida

Homosporées

Terrestres (8)

Hétérosporées

Aquatiques (9)

de pollen et le gamétophyte femelle par un petit îlôt cellulaire haploïde intra-ovulaire. En effet, chez nos Ptéridophytes,en allant des Psilophyta aux Filicophyta, on passe de gamétophytes souterrains, charnus, durables, bisexués, capables de se révéler vascularisés (régulièrement chez les *Rhynia*, occasionnellement chez les *Psilotum*) à des formes ténues, fugaces et unisexuées, en rencontrant en cours de route des thalles rubanés, cordés ou même filamenteux.

Notre manière de voir est bien celle d'Atkinson et Stokey (1964) qui opposent (chez les seules Filicales, il est vrai) :

- les prothalles *primitifs*, assez grands, à longue vie, à "nervure" massive et ailes étendues, croissant par une extrémité et s'altérant de l'autre,
- aux prothalles *évolués*, plus plastiques, plus petits, moins massifs donc et à vie nettement plus courte.

Bower (1923, vol I) prétendait au contraire que les plus anciens prothalles de Ptéridophytes étaient filamenteux et que la carnosité de les aurait atteints que secondairement. Rien dans les recherches actuelles ne conforte ce point de vue :

- Walton (1952) pense que la supériorité des gamétophytes souterrains, charnus, a dû se manifester au cours des temps géologiques. Il dit notamment : " La glaciation permo-carbonifère (Hémisphère Sud), la sécheresse (Hémisphère Nord), ont eu des effets désastreux sur les Ptéridophytes à prothalles particulièrement vulnérables..."
- Atkinson et Stokey (1964) songeant à des prothalles chlorophylliens "foliacés" à longue vie, soulignent le fait qu'ils ont une indiscutable tendance à se ramifier et que cela conduit à leur propagation végétative lorsque s'altèrent les parties anciennes.
- Quels qu'aient pu être les ancêtres des Hymenophyllaceae, Stokey (1940) affirme que le gamétophyte des *Hymenophyllum* correspond à une nette réduction du thalle en épaisseur, à l'élimination de sa "nervure" et à une intensification de sa tendance à la ramification. Cette orientation s'est encore accusée chez les *Trichomanes*.
- Certains autres gamétophytes filamenteux apparaissent bien comme dérivés plutôt que primitifs. Bierhorst (1967) cite le cas des *Woodsia* (Aspidiaceae) qui dériveraient, selon lui, d'ancêtres à gamétophytes thalloïdes.

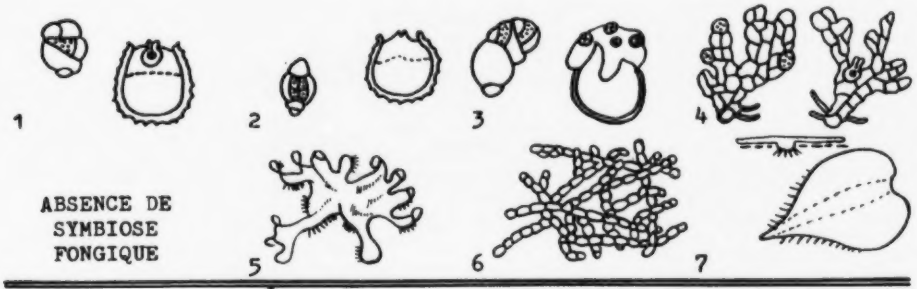
Enfin l'évolution des gamétophytes, telle qu'elle ressort de nos Tableaux VII et VIII, conduit à la réduction progressive du laps de temps qui s'écoule entre la germination des spores et la fécondation. On assiste manifestement au raccourcissement de la phase haploïde, de plus en plus coincée entre son origine (la sporulation) et son dénouement (la fécondation). Stokey (1951), chez les Fougères homosporées, a bien insisté sur cette accélération qu'elle traduit comme l'expression d'un "speeding up of the attainment of the leafy plant stage".

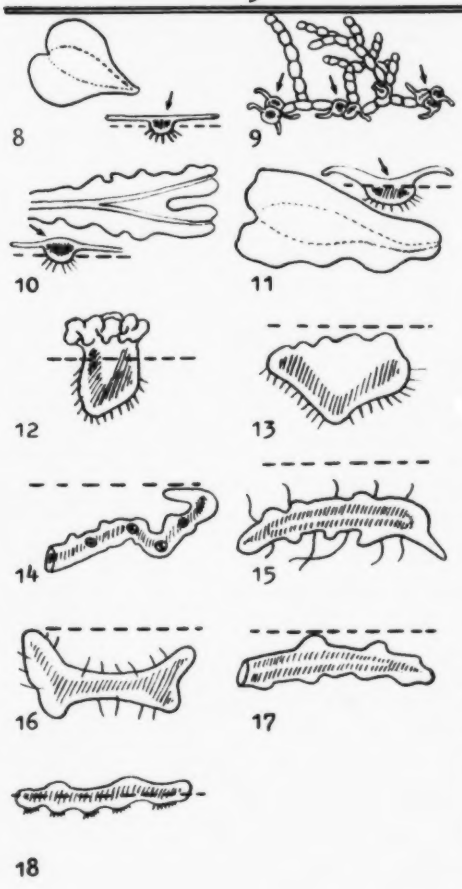
Il nous reste à savoir si nous partageons, en l'appliquant à l'ensemble des Ptéridophytes, l'avis de ce même auteur (Stokey 1951) lorsqu'elle ajoute:"It can be shown, I believe, that there is a definite correlation between the sporophyte classification and the prothallus habit in the families of the first rank...it is perfectly possible to recognize the family from the gametophyte as well as from the sporophyte". Réservons encore notre avis pendant quelques instants.

TABLEAU VIII

EVOLUTION MORPHOLOGIQUE ET BIOLOGIQUE DU GAMETOPHYTE

CHEZ LES PTERIDOPHYTES





SYMBIOSE FONGIQUE
CONSTANTE

La zone hachurée est infectée.

Le niveau du sol est signalé par un trait horizontal discontinu.

oOOo

Légende des Figures

1 Selaginellaceae
2 Isoetaceae
3 Salviniaceae
4 Equisetaceae
5 Hymenophyllaceae p.p.
Vittariaceae
6 Hymenophyllaceae p.p.
7 Aspidiaceae ¦ Aspleniaceae
Blechnaceae ¦ Cyatheaceae
Davalliaceae ¦ Loxsomaceae
Polypodiaceae ¦ Pteridaceae
8 Cheiropleuriaceae
9 Schizaeaceae p.p.
Hymenophyllaceae p.p.
10 Osmundaceae
11 Marattiaceae ¦ Gleicheniaceae
12 Lycopodiaceae p.p.
13 Lycopodiaceae p.p.
14 Ophioglossaceae
15 Schizaeaceae p.p.
16 Psilotaceae ¦ Tmesipteridaceae
17 Stromatopteridaceae
18 Rhyniaceae

L'EVOLUTION DU SPOROPHYTE DES PTERIDOPHYTES

Il est fort instructif de considérer, tout à la fois, la complexification des sporophytes de Ptéridophytes et leur comportement vis-à-vis d'éventuels endophytes fongiques. On se rend alors compte (cf. notre Tableau IX) de l'existence d'une indéniable corrélation entre :

- d'une part, l'acquisition de microphylles, puis de racines, par les Psilophyta, Lycophyta, Sphenophyta, ou celle de macrophylles, puis de racines, par les Filicophyta;
- et, d'autre part, le relâchement progressif des associations symbiotiques.

ROLES JOUES PAR LA SYMBIOSE FONGIQUE DANS L'EVOLUTION DES PTERIDOPHYTES

On ne peut aucunement nier la profonde influence exercée avec de multiples nuances par les champignons endophytes des Ptéridophytes. Manifestement certaines particularités morphologiques ou physiologiques des Cryptogames Vasculaires sont dépendantes de l'existence, chez telles d'entre elles, et de l'absence chez d'autres espèces, d'associations symbiotiques.

Trop nombreux sont les cas où la nécessité d'une infection fongique se fait sentir dès l'heure dela dissémination des spores pour que nous les citions tous. Rappelons seulement qu'en 1908 Campbell figurait des prothalles d'*Ophioglossum pendulum* ne comptant encore que deux ou trois cellules et déjà clairement symbiotiques (Pl. 3, fig. 2); qu'en 1910 de jeunes germinations de Lycopodes permirent à Bruchmann de faire de semblables constatations (Pl. 3, fig. 3); qu'en 1973, sous la plume de Bhutta, de pareilles remarques s'appliquaient aux premières divisions des spores d'une Psilophyte du Dévonien (*Horneophyton lignieri*, Pl. 3, fig. 1); et qu'entre temps diverses Lycopodiales, les *Psilotum* ou les *Tmesipteris* (Pl. 3, fig. 4) avaient révélé les mêmes exigences.

Grâce à Walton (1952) nous avons précédemment souligné l'aptitude particulière de certains prothalles à supporter les adversités climatiques. Holloway (1930), étudiant l'*Hymenophyllum rarum*, a attribué sa résistance marquée à la dessiccation à son caractère symbiotique.

Mais c'est essentiellement sur le plan morphogénétique que s'exprime le mieux la symbiose. Au développement important de l'endophyte, correspond un gamétophyte charnu, pourvu d'une très épaisse "nervure", à la croissance lente et durable. On en rencontre de semblables chez les Marattiaceae, les Gleicheniaceae, les Osmundaceae. Si la "pression de la symbiose" est plus forte encore, le gamétophyte se révèle massif, cylindrique ou ovoïde, partiellement hypogé ou totalement souterrain, capable d'une longue vie pendant laquelle il ne croît que très lentement. Nous avons par exemple entretenu des prothalles d'*Ophioglossum vulgatum* en culture sans qu'ils s'allongent d'un seul millimètre en plus de six mois ! De tels gamétophytes vermiformes, napiformes ou globuleux, sont caractéristiques des Psilophyta, des Lycopodiales, des Ophioglossaceae, du *Stromatopteris moniliformis* ou des *Actinostachys* (Schizaeaceae). Parfois même ils différencient des trachéïdes. La vascularisation est ainsi de règle chez les *Rhynia*, inconstante chez les *Psilotum*.

Nous pouvons affirmer que toutes ces morphoses sont liées à la présence de l'endophyte

TABLEAU IX

COMPLEXIFICATION DU SPOROPHYTE ET EVOLUTION DE LA SYMBIOSE FONGIQUE CHEZ LES PTERIDOPHYTES

	PSILOPHYTA - LYCOPHYTA - SPHENOPHYTA			
	Uniquement des Tiges	Tiges et Emergences	Tiges et Microphylles	Tiges Microphylles et Racines
Pas de Symbiose				*Isoetaceae* *Selaginellaceae p.p.*
Symbiose occasionnelle				*Equisetaceae* *Selaginellaceae p.p.* *Lycopodiaceae p.p.*
Symbiose constante	*Rhyniaceae*	*Asteroxylon* *Psilotaceae*	*Tmesipteridaceae*	*Lycopodiaceae p.p.*

Symbiose constante	*Stromatopteridaceae*	*Ophioglossaceae* *Marattiaceae* *Osmundaceae* *Schizaeaceae p.p.* *Gleicheniaceae* *Cyatheaceae* *Hymenophyllaceae* (sauf la section *Hemiphlebium*) *Loxsomaceae* *Cheiropleuriaceae*
Symbiose occasionnelle		*Schizaeaceae p.p.* *Aspidiaceae* *Aspleniaceae* *Blechnaceae* *Davalliaceae* *Pteridaceae*
Symbiose rare et minime		*Polypodiaceae* *Vittariaceae*
Pas de Symbiose		*Parkeriaceae* *Azollaceae* *Marsileaceae* *Salviniaceae*
	Tiges et Macrophylles	Tiges Macrophylles et Racines
	FILICOPHYTA	

et aux échanges trophiques auxquels il apporte son concours. En effet :

- pour ce qui est de la morphologie des prothalles, des expériences du type de celles conduites par Freeberg et Wetmore (1957) ou par Freeberg seul (1962) chez divers Lycopodes sont démonstratives. Ces auteurs ont obtenu *in vitro*, en asepsie, des prothalles verts, fluets, rameux, d'*Huperzia selago* et de *Diphasium complanatum*. C'étaient là des productions "quite unlike the massive, fleshy prothalli described for these species in nature"(cf. notre fig. 4, Pl.4). Et les auteurs de conclure:"It is possible that the endophytic fungus may be due to the fleshiness of these naturally occurring gametophytes".

- pour ce qui est de la vascularisation, on l'a vue apparaître chez un prothalle de 17 mois de *Cheiropleuria bicuspis* sous la forme d'un groupe de trachéides présent dans sa région postérieure. Mais De Maggio et al. (1963) et De Maggio (1967) l'ont surtout provoquée chez le *Todea barbara* et le *Lycopodium obscurum* par addition aux milieux de culture, soit de fortes concentrations de saccharose, soit de plus faibles apports accompagnés d'auxine. De ces expériences il ressort indubitablement que la vascularisation des gamétophytes a une signification trophique. Qui oserait prétendre que les endophytes ne puissent jouer ce rôle *in vivo* ?

On comprend que de tels gamétophytes, profondément marqués par la symbiose fongique, ressemblent à s'y méprendre à de petits fragments de rhizomes ou de racines, voire à de très jeunes sporophytes tout entiers. D'ailleurs il est des cas où (cf. Holloway 1921 p.390, à propos des *Tmesipteris*): "It is sometimes quite impossible to be sure to which of the two a fragment belongs until it is closely examined under the microscope". Cela est tout spécialement vrai lorsque l'on s'adresse aux Ptéridophytes les plus archaïques (Ptilotopsida et Lycopodiales mycotrophes). Là la similitude morphologique, et en partie anatomique, entre les deux phases s'exprime pleinement : il y a, dit-on, homéomorphie (cf. Pl. 7).

Dans la littérature les exemples ne manquent pas :

- Darnell-Smith (1917) avait pratiquement appliqué au *Psilotum triquetrum* la formule proposée par Holloway en ce qui concerne le *Tmesipteris* (cf. *supra*);

- Boullard (1958) a souligné la similitude entre les gamétophytes d'*Ophioglossum vulgatum* et des fragments de sporophyte de la même espèce;

- Bierhorst (1968) reconnaît que les mycothalles de *Stromatopteris* sont, à l'oeil nu, indistincts de fragments de mycorrhizomes (généralement cette Fougère Leptosporangiée ne possède pas de racines);

- Boullard et Lemoigne (1971) furent frappés par la ressemblance entre les deux phases chez le *Rhynia gwynne-vaughanii*, expliquant de ce fait la confusion ancienne de Kidston et Lang (1917) croyant avoir affaire à deux espèces différentes alors que les axes de calibres différents sont seulement liés, respectivement, aux phases sexuée ou non;

- enfin, c'est surtout à Chadefaud (1950) que nous rendons hommage tant ses vues relatives à l'homéomorphie (convergence morphologique entre les deux phases du cyle, rappelons-le) chez les Ptéridophytes les plus archaïques étaient claires et judicieuses lorsqu'il supposait, voilà 30 ans déjà, que, chez elles: " le gamétophyte et le sporophyte *étaient encore semblables*".

PLANCHE 7

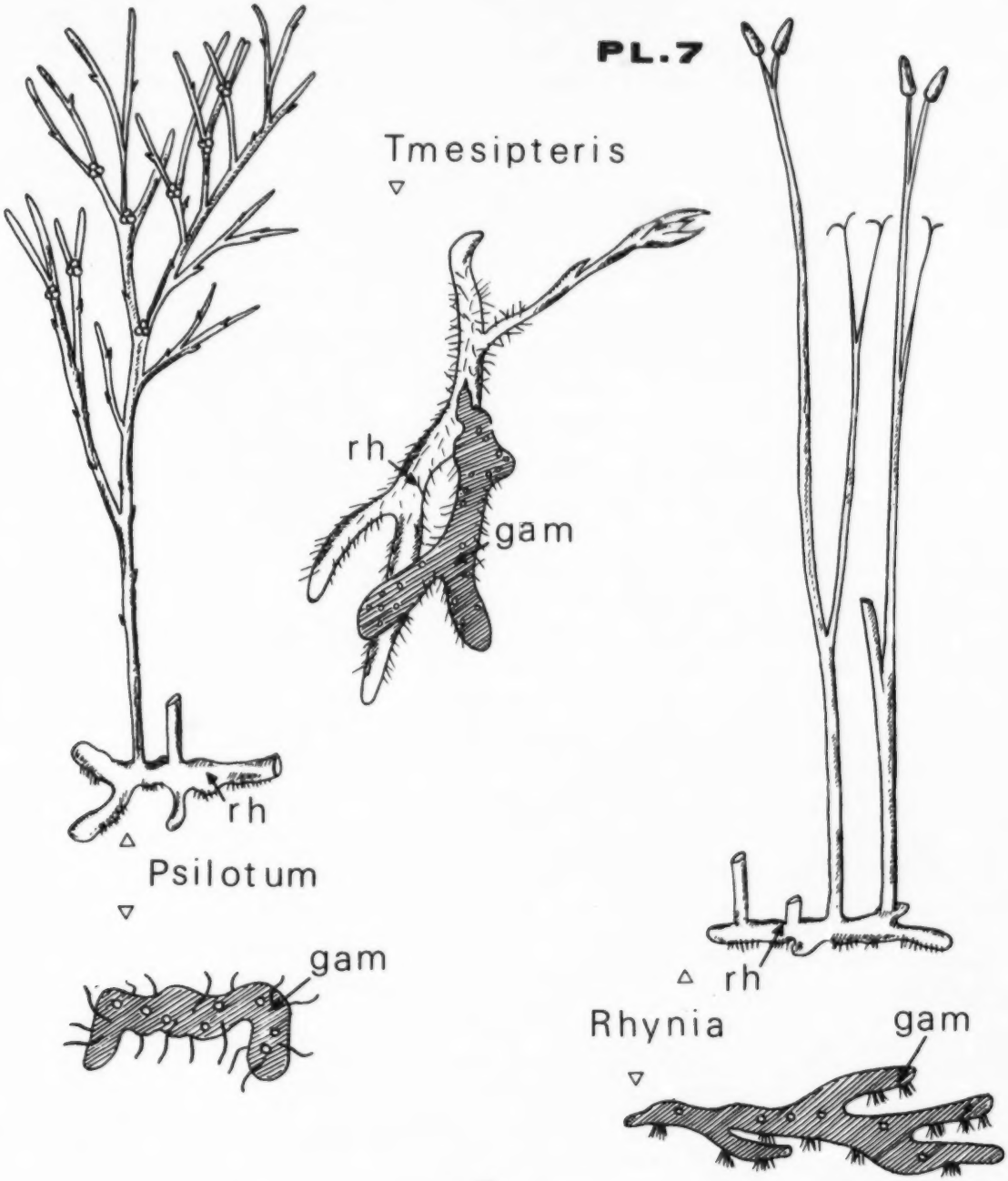
Trois exemples à l'appui de la Notion d'*HOMŒOMORPHIE*.

Ces exemples se rapportent :

- au *Rhynia gwynne-vaughanii*,
- au *Psilotum triquetrum*,
- et au *Tmesipteris tannensis*.

Les ressemblances morphologiques (et biologiques !) entre Gamétophytes (gam) et les Sporophytes (avec leurs rhizomes, rh) sont évidentes.

PL.7

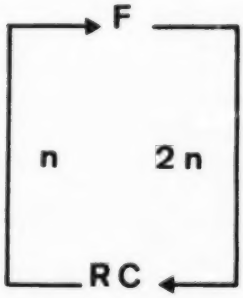


GAMETOPHYTE

durable

charnu

symbiotique



SPOROPHYTE

durable

charnu

symbiotique

Comment donc, à partir de cette étroite parenté morphologique originelle entre sporophytes et gamétophytes, chez les Ptéridophytes, en est-on arrivé, de nos jours, à une aussi profonde disparité entre les deux générations ? Nous répondons : *à cause de l'évolution dans la symbiose fongique.*

Il est indiscutable, en effet (cf. notre Tableau X) :

- qu'à une symbiose régulière, continuelle et intense, correspond dans les groupes les plus anciens (paléontologiquement parlant), les moins évolués, une frappante homéomorphie. Les Psilotales, les Eusporangiopsida, des Lycopodiales et quelques autres Ptéridophytes en témoignent;
- qu'une certaine inconstance de l'infection au niveau de l'une ou de l'autre phase de leur cycle précise le déséquilibre entre les générations chez les représentants de familles un peu plus récentes;
- que ce déséquilibre va en s'amplifiant lorsque le gamétophyte s'affranchit de la symbiose (sans y être devenu totalement rebelle, comme le montrent bien les travaux d'Hepden 1960, ou de Cooper 1976, 1977) et que le sporophyte contracte encore, occasionnellement, quelques associations (Polypodiaceae, Vittariaceae);
- que la disparité est maximale enfin lorsque la minimisation des gamétophytes (accompagnée de leur unisexualité) se surajoute à l'habitat aquatique qui interdit définitivement toute possibilité de symbiose fongique à quelque moment du cycle que ce soit.

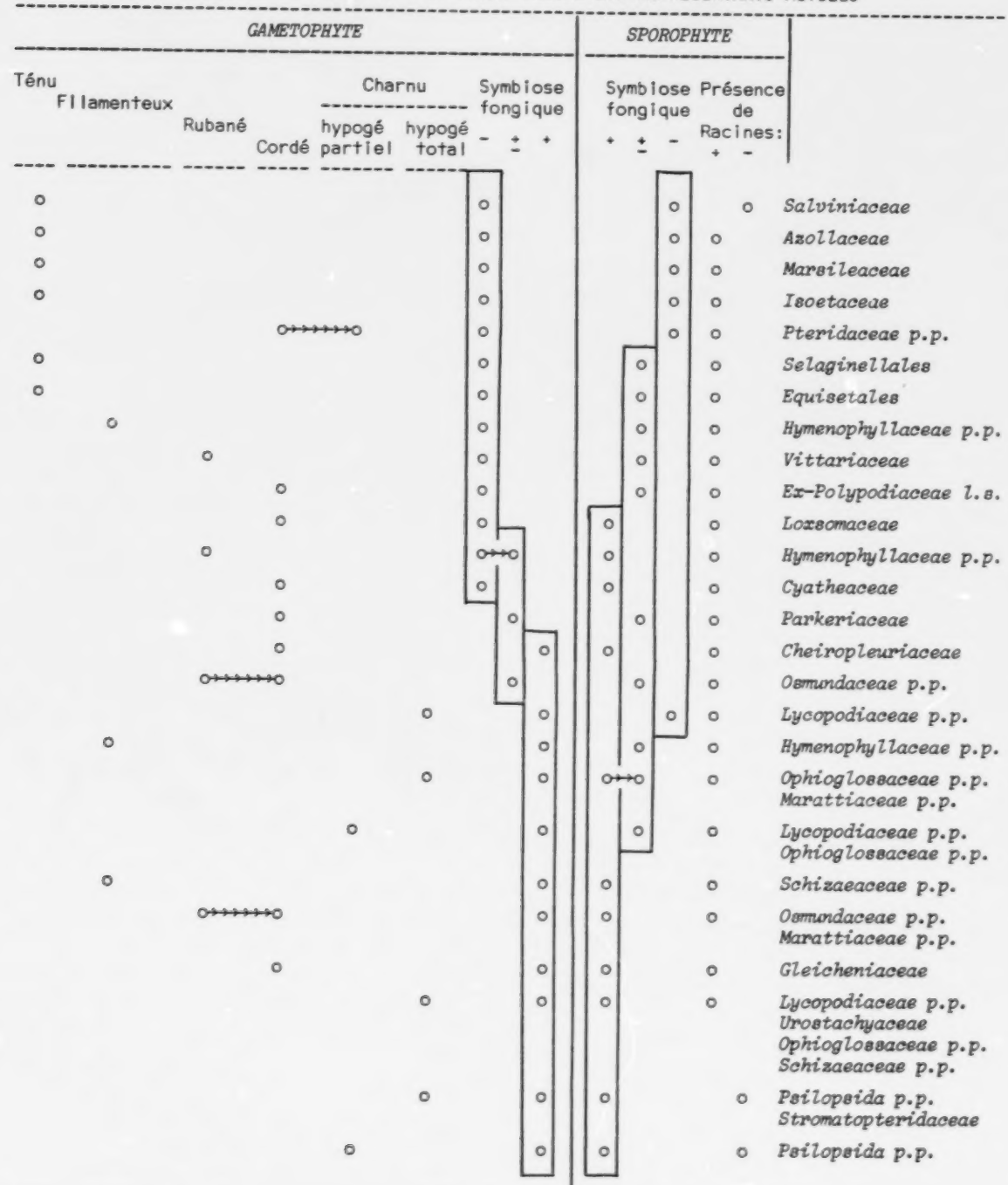
TABLEAU X

EVOLUTION DE LA SYMBIOSE FONGIQUE AU NIVEAU DU GAMETOPHYTE ET DU SPOROPHYTE DES GROUPES ESSENTIELS DE PTERIDOPHYTES

Caractères de la Symbiose fongique au niveau du : *Gamétophyte*	*Sporophyte*	Groupes essentiels de Ptéridophytes
Constante	Constante	*Rhyniaceae - Psilotaceae - Tmesipteridaceae - Ophioglossaceae - Stromatopteridaceae - Lycopodiaceae p.p. Schizaeaceae - Gleicheniaceae - Marattiaceae - Cheiropleuriaceae.*
	Inconstante	*Lycopodiaceae p.p. - Schizaeaceae p.p.*
Inconstante	Constante	*Osmundaceae - Hymenophyllaceae.*
		Loxsomaceae - Cyatheaceae.
Absente	Inconstante	*Selaginellaceae - Aspidiaceae - Aspleniaceae - Blechnaceae - Davalliaceae - Pteridaceae.*
	Très rare	*Polypodiaceae - Vittariaceae.*
	Absente	*Parkeriaceae - Azollaceae - Marsileaceae - Salviniaceae - Isoetaceae.*

TABLEAU XI

CONFRONTATION ENTRE L'EVOLUTION CHRONOLOGIQUE, MORPHOLOGIQUE ET BIOLOGIQUE DES GROUPES DE PTERIDOPHYTES AYANT ENCORE DES REPRESENTANTS ACTUELS



Nous assistons donc clairement à une progressive ignorance de la symbiose cessant alors d'influencer les gamétophytes dans un premier temps, puis, avec un retard marqué, les sporophytes. La conséquence majeure en est, à nos yeux, au cours des temps géologiques, l'évolution des Ptéridophytes vers un cycle digénétique à nette dominance diplophasique. C'est bien là ce que nous sous-entendions plus haut en affirmant que l'évolution des Ptéridophytes a été orientée par celle de leur comportement vis-à-vis des champignons symbiotiques.

Dans un ultime Tableau (Tableau XI) nous tentons de récapituler l'essentiel des faits préalablement présentés en matière :

- de *paléobotanique* : les groupes les plus anciens prennent place à la base de ce Tableau et les plus modernes se situent au sommet;
- de *morphologie comparée :* les diverses catégories de gamétophytes, des plus discrets aux plus massifs, occupent les colonnes de gauche, cependant que les sporophytes arhizes et ceux pourvus de racines se partagent entre les colonnes de la partie droite du Tableau;
- de *symbiose fongique* : au niveau de chacune des deux générations (colonnes centrales du Tableau) nous distinguons des cas où elle est constante (+)
  inconstante (+-)
  absente (-).

EN RESUME,

Il est indiscutable qu'à partir d'un équilibre presque parfait entre les deux générations (homéomorphie), tel que Bower (1935) puis Chadefaud (1950) l'imaginèrent chez les plus archaïques des Archégoniates, équilibre entre deux individus pareillement symbiotiques, nous avons graduellement atteint une très nette disparité avec :

- un *GAMETOPHYTE* s'affranchissant de la symbiose,
  voyant sa taille s'amenuiser sans cesse,
  et correspondant à une étape sans cesse plus brève entre la méiose et la fécondation,
- et un *SPOROPHYTE*, encore symbiotique pour un temps, et qui, comparativement, prit de l'importance.

La *progression obstinée vers un très net déséquilibre entre les deux phases*, tel nous semble être le caractère essentiel de l'*évolution générale des Ptéridophytes*.

Nous espérons avoir été assez convaincant pour que le lecteur accepte désormais de croire que *les fluctuations dans la symbiose fongique* en ont bien été le moteur à travers les centaines de millions d'années.

REFERENCES

Abbott, M.L. 1956. Palaeontographia 96B 39. *In*: Bell P.R. 1956. Morphology and phylogeny of Ferns. Sci. Progr. 44 (175):518-529.

Andrews, H.N. 1942. Contributions to our knowledge of American Carboniferous floras. Ann. Missouri Bot. Gard. 29:1-18.

Andrews, H.N. et L.W. Lenz. 1943. A mycorrhizome from the Carboniferous of Illinois. Bull. Torrey Bot. Club 70: 120-125.

Atkinson, L.R., et A.G. Stokey. 1964. Comparative morphology of the gametophyte of homosporous ferns. Phytomorphology 14(1):51-70.

Banks, H.P. 1968. The early history of land plants. *In*: Evolution and environment. Symp. Yale Univ. , édité par : E.T. Drake. pp 73-107.

_____ 1970. Major evolutionary events and the geological record of plants. Biol. Rev., 47: 451-454.

_____ 1973. Occurrence of *Cooksonia*, the oldest Vascular Land Plant macrofossil in the Upper Silurian of New York State. Journ. Ind. Bot. Soc., Golden Jubilee vol., 50A:227-235.

_____ 1974. Palaeogeographic implications of some Silurian-Early Devonian floras. Public. Rept Res. Cornell Univ. Agric. Exp. Stat. 75-97.

_____ 1975. Early Vascular Land Plants . Proof and Conjecture. BioScience 25(11):730-737.

Baylis, G.T.S. 1972. Fungi, phosphorus and the evolution of root systems. Search 3(7):257-258.

_____ 1974. The evolutionary significance of Phycomycetous mycorrhizas. *In*: Mechanisms of regulation of plant growth. Edité par: Bieleski, Ferguson et Cresswell. The Roy. Soc. of New-Zeal., Wellington. pp. 191-193.

Bhutta, A.A. 1973. On the spores (including germinating spores) of *Horneophyton* (*Hornea*) *lignieri* (Kidston and Lang) Barghoorn and Darrah 1938. Pakistan Journ. of Bot., 5(1): 45-55.

Bierhorst, D.W. 1967. The morphological common denominator of the order Filicales : Psilotaceae, Stromatopteridaceae and Schizaeaceae. Amer. Journ. Bot. 54: 651-652.

_____ 1968. On the Stromatopteridaceae (*fam. nov.*) and on the Psilotaceae. Phytomorphology 18(2):232-268.

_____ 1969. On *Stromatopteris* and its ill-defined organs. Amer. Journ. Bot. 5(2):160-174.

Bock, W. 1962. A study on fossil *Isoetes*. Journ. of Paleontol. 36(1):53-59, 1 pl.

Boullard, B. 1957. La mycotrophie chez les Ptéridophytes. Sa fréquence, ses caractères, sa signification. Le Botaniste, sér. XLI(1-6):1-185, 12 Pl.

_____ 1958. Découverte de gamétophytes de l'*Ophioglossum vulgatum* L. en Normandie. Bull. Soc. Linn. de Normandie, sér.9(9):112-118.

Boullard, B., et Y. Lemoigne. 1971. Les Champignons endophytes du *Rhynia gwynne-vaughanii* K. et L. Etude morphologique et déductions sur leur biologie. Le Botaniste sér. LIV(1-6): 49-89.

Boureau, Ed. Traité de Paléobotanique, Masson édit. Paris.
1964. Tome III. Sphenophyta, Noeggerathiophyta. 544 pp.
1967. Tome II . Bryophyta, Psilophyta, Lycophyta. 845 pp.
1970. Tome IV . Fasc. 1. Filicophyta. 519 pp.

Bower, F.O. 1923. The Ferns (Filicales). 3 volumes. Edité par : Cambridge Univ. Press .Vol. I, 1923, 359 pp.; Vol. II, 1926, 344 pp.; Vol. III, 1928, 306 pp.

Bower, F.O. 1935. The origin of a land flora. Réédité par Hafner Public. Inc. Cy New-York, 1959, 727 pp.

Bruchmann, H. 1885. Das Prothallium von *Lycopodium*. Bot. Zbl. 21:23-28.

_____ 1910. Die Keimung der Sporen und die Entwicklung der Prothallien von *Lycopodium clavatum* L., *L. annotinum* L. und *L. selago*L. Flora NS1:220.

Burgeff, H. 1938. Mycorrhiza. *In*: Manual of Pteridology. 1 vol. Edité par Martinus Nijhoff, The Hague. pp. 159-191.

Campbell, D.H. 1907. Studies on the Ophioglossaceae. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 2ème sér.(21) 6:138-194, II Pl.

_____ 1908. Symbiosis in Fern prothallia. The Amer. Natur. 42:154-165.

Chadefaud, M. 1950. Les Psilotinées et l'évolution des Archégoniates. Bull. Soc. bot. Fr. 97 (4-6-:99-100.

Chesters, K.I.M. 1964. Fossil plant taxonomy. Vistas in Botany. pp. 239-297.

Cooper, K.M. 1975. Growth responses to the formation of endotrophic mycorrhizas in *Solanum*, *Leptospermum* and New Zealand ferns. *In* Endomycorrhizas. Edité par: F.E. Sanders; B. Mosse et P.B. Tinker. Acad. Press London. pp. 391-407.

_____ 1976. A field survey of mycorrhizas in New Zealand ferns. New Zeal. Journ. Bot. 14:16, 9-181.

_____ 1977. Endomycorrhizas affect growth of *Dryopteris filix-mas*. Brit. Mycol. Soc. trans. 69 (1):161-164.

Copeland, E.B. 1947. *Genera Filicum*. The Genera of Ferns. Edité par: Chronica Botanica Cy, Waltham, Mass. 247 pp., X Pl.

Daber, R. 1960. *Eogaspesiea gracilis n.g.n.sp.*Geologie 9:418-425.

Dangeard, P.A. 1890. Mémoire sur la morphologie et l'anatomie des *Tmesipteris*. Le Botaniste sér. 2:163-2 2.

Darnell-Smith, G.P. 1917. The gametophyte of *Psilotum*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 52(1):79-91.

Dennis, R.L. 1970. A Middle Pennsylvanian Basidiomycete mycelium with clamp connections. Mycologia 62:578-584.

Frank, A.B. 1885. Über die auf Wyrzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Baüme durch unterirdischen Pilze. Ber. dtsch. Bot. Ges. 3:128-145.

Freeberg, J.A. 1962. *Lycopodium* prothalli and their endophytic fungi as studied *in vitro*. Amer. Journ. Bot. 49:530-535.

Freeberg, J.A. et R.H. Wetmore. 1957. Gametophytes of *Lycopodium* as grown *in vitro*. Phytomorphology 7(2):204-217.

Goebel, K. 1888. Zur Keimungsgeschichte einiger Farnen. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 7:74-119.

Harvey-Gibbson, R.J. 1902. Contribution towards a knowledge of the anatomy of the genus *Selaginella*. Ann. of Bot. 16:449-466.

Hawker, L.E., R.W. Harrison, V.O. Nicholls et A.M. Ham. 1957. Studies on vesicular- arbuscular endophytes. I. Trans. Brit. Mycol. Soc. 40:375-390.

Hepden, P.M. 1960. Studies on vesicular-arbuscular endophytes.II.Endophytes in the pteridophyta with special reference to Leptosporangiate Ferns. Trans. Brit. Myc. Soc. 43:559-570.

Holloway, J.E. 1917. The prothallus and young plant of *Tmesipteris*. Trans. New Zeal. Inst. 50: 1-44.

_____ 1921. Further studies on the prothallus, embryo and young sporophyte of *Tmesipteris*. Trans. Proceed. New Zeal. Inst. pp. 386-422.

_____ 1930. The experimental cultivation of the gametophyte of *Hymenophyllum pulcherrimum* Col. and *Trichomanes reniforme* Fors. Ann. of Bot. 44:269-284.

_____1935. The gametophyte of *Phylloglossum drummondii*. Ann. of Bot. 49:513-519.

_____ 1938. The embryo and gametophyte of *Psilotum triquetrum*. Ann. of Bot. NS2:807-809.

Kidston, R. et W.H. Lang. 1917-1921. On Old Red Sandstone plants showing structure from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. Part I, 1917:761-784. Part II, 1920:603-627. Part V, 1921:855-902.

Lang, W.H. 1937. On the plant-remains from the Downtonian of England and Wales. Phil. Trans. Roy. Soc. London. 227B:245-291.

Lawson, A.A. 1917. The prothallus of *Tmesipteris tannensis*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 51:785-794.

_____ 1918. The gametophyte generation of the Psilotaceae. Trans.Roy. Soc. Edinburgh 52:93-114.

Lemoigne, Y. 1968. Observation d'archégones portés par des axes du type *Rhynia gwynne-vaughanii* Kidston and Lang. Existence de gamétophytes vascularisés au Dévonien. C.R. Acad. Sci. Paris 266 sér.D:1655-1657, 1 Pl.

_____ 1969. Organe assimilable à une anthéridie et stomates épidermiques portés sur des axes rampants du type *Rhynia gwynne-vaughanii* K. et L. C.R. Acad. Sci. Paris 269 sér.D:1393-1395.

Lewis, D.H. 1973. Concepts of fungal nutrition and the origin of biotrophy. Biol. rev. of the Cambridge Phil. Soc. 48(2):261-278.

Lohman, M.L. 1927. Occurrence of mycorrhiza in Iowa Forest plants. Univ. Iowa Studies in Natur. Hist. 11:5-30.

Lyon, A.G. 1964. Probable fertile region of *Asteroxylon mackiei* K. and L. Nature pp.1082-1083.

Maggio, A.E. de. 1967. Induction of vascular tissue in prothalli of Lycopods and Ferns. Amer. Journ. of Bot. (5):631.

Maggio, A.E. de, R. Wetmore et G. Morel. 1963. Induction de tissu vasculaire dans le prothalle de Fougère. C.R. Acad. Sci. Paris pp. 5196-5199.

Mahabale, T.S. 1948. Prothalli of *Ceratopteris thalictroides*. Bot. Gaz. 109:349-353.

Merker, H. 1958, 1959, 1961. Zum fehlenden Gliede der Rhynien Flora. Bot. Notis. 111:608-618. Analyse der Rhynien-Basis und Nachweis des Gametophyten. Bot. Notis. 112:441-452. Entwurf zur Lebenkreis-Rekonstruktion des Psilophytales nebst phylogenetischen Ausblick. Bot. Notis. 114:88-102.

Meschinelli, A. 1898. *Fungorum fossilium omnium hucusque cognitorum iconographia*. 1 Vol. Vicetiae. pp 144, 31 Pl.

Moreau, F. 1960. Botanique. Encyclopédie de la Pléiade. 1 Vol. Edité par Gallimard, Paris. pp. 1553.

Nakai, T. 1933. An observation on the gametophyte of *Cheiropleuria bicuspis* var. *integrifolia*. Bot. Mag. 47:1-5 et 63-64.

Peyronel, B. 1922. Sulla normale presenza di micoriza nel grano e in altre piante cultivate e spontanee. Boll. Staz. Pathol. veget. Roma 3:43-50.

Peyronel, B. 1923. Fructification de l'endophyte à arbuscules et vésicules des mycorrhizes endotrophes. Bull. Soc. Mycol. Fr. 39:119-126.

Renault, B. 1896. Etude des gites minéraux de la France. Bassin houiller et permien d'Autun et d'Epinac. Flore fossile. 2ème partie. Edité par: Ministère des Travaux Publics Paris, pp. 580, 2 Pl., 1 Atlas.

Rothmaler, W. 1944. Pteridophyten-Studien. I. Feddes Repertorium 54:55-82.

Skeppstedt, A. 1952. An investigation of the *Dryopteris linnaeana* mycorrhiza with special reference to the vesicle problem. Svensk Bot. Tidskr. 46:454-483.

Stokey, A.G. 1940. Spore germination and vegetative stages of the gametophyte of *Hymenophyllum* and *Trichomanes*. Bot. Gaz. 101(4):759-770.

_____ 1942. Gametophytes of *Marattia sambucina* and *Macroglossum smithii*. Bot. Gaz. 103:559-569.

_____ 1951. The contribution by the gametophyte to classification of the homosporous Ferns. Phytomorphology 1:39-58.

Stokey, A.G. et L.R. Atkinson. 1954. The gametophyte of *Cheiropleuria bicuspis* (Bl.) Presl. Phytomorphology 4(1-2):192-201.

Treub, M. 1884. Etudes sur les Lycopodiacées. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 4:107-138.

_____ 1888. Etudes sur les Lycopodiacées. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 7:141-150.

Verma, S.C. 1957. Cytology of *Ophioglossum coriaceum*. Cytologia 22(3-4):393-403.

Walton, J. 1952. Remarques à la suite de l'exposé de H. Potonié. *In* : Evolution et Phylogénie chez les végétaux. Année Biol. 28(5-6):241.

Weiss, F.E. 1904. A mycorhiza from the Lower Coal-Measures. Ann. of Bot. 18(70):255-265, 2 Pl.

West, C. 1917. *Stigeosporium marattiacearum* and the mycorrhiza of the Marattiaceae. Ann. of Bot. 31:77-99, 1 Pl.

ADDENDA ET CORRIGENDA

p. 8 l. 17: lire et Lang *au lieu de* en Lang.

p. 18 l. 34 et p. 19 l. 3: lire (1943) *au lieu de* (1948).

p. 22 l. 38: lire (1960) *au lieu de* (1959).

p. 36 l. 6: lire parfois *au lieu de* perfois.

p. 36 l. 33: lire Holloway (1930) *au lieu de* Holloway.

p. 41 l. 14: lire Mahabale *au lieu de* Mahabalé.

p. 42 l. 16: lire fiévreuse *au lieu de* fièvreuse.

p. 45 l. 13: lire ne les aurait *au lieu de* de les aurait.

p. 49 l. 8: lire "... occurring gametophytes" (Freeberg et Wetmore, 1957).

p. 55 l. 21: lire R.L. Bieleski, A.R. Ferguson et M.M. Cresswell.

p. 57 l. 31: lire C.R. Acad. Sci. Paris, tome 256, pp.

Liste alphabétique des références qui manquaient dans la dactylographie originale des "Références" pages 55 à 58.

Abbot, M.L. 1954. Revision of the Palaeozoic fern Genus *Oligocarpia*. Palaeontographica, 96B: 39-65.

Agashe, S.N. et S.T. Tilak. 1970. Occurrence of fungal elements in the bark of arborescent Calamite roots from the American Carboniferous. Bull. Torrey bot. Club., 97(4):216-218.

Berry, E.W. 1916. Remarkable fossil fungi. Mycologia, 8(2):73-79.

DeBary, A. 1879. Die Erscheinungen der Symbiose. Tagebl. 51. Vers. Deut. Naturforscher und Aerzte zu Cassel.

Britton, E.G., et A. Taylor. 1901. Life history of *Schizaea pusilla*. Bull. Torrey bot. Club., 28:1-19.

Bruchmann, H. 1904. Ueber das Prothallium und die Keimpflanzen von *Ophioglossum vulgatum*. Bot. Zeit., 62:227-248.

_____ 1906. Ueber das Prothallium und die Sporenpflanze von *Botrychium lunaria* Sw. Flora, 96:203-212.

Gauthier, R., et R. Dumais. 1938. Les prothalles de Lycopodes dans le Québec. Contrib. Inst. Bot. Montréal, 32:7-11.

Janse, J.M. 1897. Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 14:53-201.

Lang, W.H. 1902. On the prothalli of *Ophioglossum pendulum* and *Helmintostachys zeylanica*. Ann. of Bot., 16:23-56.

Stokey, A.G. 1948. Reproductive structures of the gametophyte of *Hymenophyllum* and *Trichomanes*. Ann. of Bot., 109:363-380.

RECENT SYLLOGEUS TITLES/RECENTS TITRES DES SYLLOGEUS

No. 1 D.E. McAllister, A.B. Leere, S.P. Sharma (1972)
Out of print/épuisé

A BATCH PROCESS
COMPUTER INFORMATION RETRIEVAL & CATALOGUING SYSTEM IN THE FISH COLLECTION
NATIONAL MUSEUM OF NATURAL SCIENCES

No. 2 M.J. Shchepanek (1973)
Out of print/épuisé

BOTANICAL INVESTIGATION OF THE OTISH MOUNTAINS, QUEBEC

No. 3 C.T. Shih (1973)
Out of print/épuisé

A PRELIMINARY SURVEY OF INVERTEBRATE ZOOLOGISTS AND THEIR PRESENT ACTIVITIES IN CANADA
REPERTOIRE PROVISOIRE DES ZOOLOGISTES DES INVERTEBRES ET DES TRAVAUX QU'ILS
POURSUIVENT PRESENTEMENT AU CANADA

No. 4 Faber, Daniel J. (ed.) (1974)

A HIGH SCHOOL FIELD AND LABORATORY STUDY OF LAC LAPECHE IN GATINEAU PARK, QUEBEC,
DURING MARCH, 1972

No. 5 Gorham, Stanley W., & Don E. McAllister (1974)

THE SHORTNOSE STURGEON, *Acipenser brevirostrum*, IN THE SAINT JOHN RIVER, NEW
BRUNSWICK, CANADA, A RARE AND POSSIBLY ENDANGERED SPECIES

No. 6 Vladykov, Vadim D., & Herratt March (1975)

DISTRIBUTION OF LEPTOCEPHALI OF THE TWO SPECIES OF *Anguilla* IN THE WESTERN NORTH
ATLANTIC, BASED ON COLLECTIONS MADE BETWEEN 1933 and 1968

No. 7 Legendre, Vianney, J.G. Hunter, & Don E. McAllister (1975)

FRENCH, ENGLISH AND SCIENTIFIC NAMES OF MARINE FISHES OF ARCTIC CANADA/NOMS FRANCAIS,
ANGLAIS ET SCIENTIFIQUES DES POISSONS MARINS DE L'ARCTIQUE CANADIEN

No. 8 McAllister, Don E. (1975)

FISH COLLECTIONS FROM THE OTISH MOUNTAIN REGION, CENTRAL QUEBEC, CANADA

No. 9 Tynen, Michael J. (1975)

A CHECKLIST AND BIBLIOGRAPHY OF THE NORTH AMERICAN ENCHYTRAEIDAE (ANNELIDA:
OLIGOCHAETA)

No. 10 Jarzen, David (1976)

PALYNOLOGICAL RESEARCH AT THE NATIONAL MUSEUM OF NATURAL SCIENCES, OTTAWA
"TODAY AND TOMORROW"

No. 11 Chengalath, R. (1977)

A LIST OF ROTIFERA RECORDED FROM CANADA WITH SYNONYMS

No. 12 The K-TEC Group (1977)

CRETACEOUS-TERTIARY EXTINCTIONS AND POSSIBLE TERRESTRIAL AND EXTRATERRESTRIAL CAUSES

No. 13 Jarzen, David M. (1977)

THE POLLEN AND SPORE REFERENCE COLLECTION AT THE NATIONAL MUSEUMS OF CANADA

No. 14 Argus, George W., & David J. White (1977)

THE RARE VASCULAR PLANTS OF ONTARIO/LES PLANTES VASCULAIRES RARES DE L'ONTARIO

No. 15 Harington, C.R. (1978)

QUATERNARY VERTEBRATE FAUNAS OF CANADA AND ALASKA AND THEIR SUGGESTED CHRONOLOGICAL SEQUENCE

No. 16 Jarzen, David M. & Gregory J. Whalen (1978)

CATALOGUE OF THE POLLEN AND SPORE EXCHANGE COLLECTIONS, NATIONAL MUSEUM OF NATURAL SCIENCES

No. 17 Argus, George W. & David J. White (1978)

THE RARE VASCULAR PLANTS OF ALBERTA/LES PLANTES VASCULAIRES RARES DE L'ALBERTA

No. 18 Maher, Robert V., David J. White, George W. Argus & Paul A. Keddy (1978)

THE RARE VASCULAR PLANTS OF NOVA SCOTIA/LES PLANTES VASCULAIRES RARES DE LA NOUVELLE-ECOSSE